Pr 3835

ISSN 0395—7217

Décembre 1987
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Tome 18

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1986 :

Président : M. LAMOTTE, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75231 Paris Cedex 05.

Vice-Présidents : Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

P. LOSSAINT, CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

Présidents honoraires : G. LEMEE, P. GRISON, J.A. RIOUX, CL. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, P. PESSON, G. RICOU.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

Trésorier : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Trésorier adjoint : R. GUYETANT, Laboratoire d'Écologie Animale, Faculté des Sciences, La Bouloie, 25030 Besançon Cedex.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

Conseil pour l'année 1986 :

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

de BEAUFORT F. (adresse ci-dessus).

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

BOUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de L'Environnement, Luminy — 70, route de Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CARBIENER R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cedex.

CORRE J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

DELPECH R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, 12, rue Cuvier, 75005 PARIS.

EUZET L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

GILOT B., Laboratoire de Biologie Végétale, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex.

GIRARD C., Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex

GUYETANT R. (adresse ci-dessus).

JEANSON C. (adresse ci-dessus).

LAMOTTE M. (adresse ci-dessus).

LEBRETON P., Département de Biologie Végétale, Laboratoire de Phytochimie (Systématique et Écologie), Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEVIEUX J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

LOSSAINT P. (adresse ci-dessus).

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

PERTHUISOT J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Boussinière, 44072 Nantes.

RAPP M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier cedex.

TESTARD P., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

TOUFFET J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex.

R 3835

Décembre 1987
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE
Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976
SECRÉTARIAT GÉNÉRAL
C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32

Tome 18

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041545 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— *Tome 18 - N °4* — Décembre —

SOMMAIRE

P. SILAN, L. EUZET, C. MAILLARD, P. CABRAL. — Le biotope des ectoparasites branchiaux de poissons : facteurs de variations dans le modèle Bar - Monogènes 383

G. de BELAIR, M. BENCHEIKH-LEHOCINE. — Composition et déterminisme de la végétation d'une plaine côtière marécageuse : la Mafragh (Annaba, Algérie) 393

A. FOURNIER. — Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudaniennes de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest-africaines 409

L. EMPERAIRE. — Détermination de l'aire minimale dans la Caatinga du sud-est du Piaui (Brésil) 431

J. BAUDET, Y. GRUET, Y. MAILLARD. — Évolution historique des gestions hydrauliques dans le marais «breton-vendéen» ; conséquences hydrologiques 439

P. GENSAC. — La conservation du patrimoine biologique et l'aménagement touristique de la haute montagne : application au versant tarentaise de la Vanoise 457

P. ATACHI. — Influence des facteurs climatiques sur les populations de Lépidoptères foreurs du maïs et du sorgho et sur certains Diptères du sorgho dans diverses régions du Bénin 475

Tribune. — J.P. CANCELA DA FONSECA. — Écologie et biotechnologie : indépendance ou complémentarité ?..... 495

Résumés de thèses 497

Analyses d'ouvrages 505

Vie de la Société 511

CONTENTS

P. SILAN, L. EUZET, C. MAILLARD, P. CABRAL. — The biotope of branchial ectoparasites of fishes : factors of variations in the pattern Sea Bass-Monogeneans 383

G. de BELAIR, M. BENCHEIKH-LEHOCINE. — A deterministic approach of vegetation composition in a marshy coastal plain, La Mafragh (Annaba, Algérie) 393

A. FOURNIER. — Seasonal variation in herbaceous plant phytomass and productivity of the Sudanese savannas at Nazinga (Burkina Faso). Comparison with other savannas of West Africa 409

L. EMPERAIRE. — Determination of the minimal area in the Caatinga, southeast of Piaui (Brazil) 431

J. BAUDET, Y. GRUET, Y. MAILLARD. — Historical changes of hydraulic management in the «Breton-vendéen» marsh : hydrological and ecological assessment 439

P. GENSAC. — Conservation of biological heritage and turistical management in high mountains : an example in the northern part of the Vanoise mountain range (Alps, France) 457

P. ATACHI. — Influence of climatic factors on borers Lepidoptera and Diptera on maize and sorghum in Benin (West Africa) 475

Tribune 495

Summary of thesis 497

Book review 505

Activities of the Société d'Ecologie 511

Bull. Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 383-391

LE BIOTOPE DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX DE POISSONS : FACTEURS DE VARIATIONS DANS LE MODÈLE BAR-MONOGÈNES*

par Patrick SILAN, Louis EUZET, Claude MAILLARD

Laboratoire de Parasitologie Comparée, U.A. C.N.R.S. 698. Université des Sciences et Techniques du Languedoc Pl. E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex

et Philippe CABRAL

Laboratoire d'Ichtyologie et de Parasitologie Générale, Université des Sciences et Techniques du Languedoc Pl. E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex

MOTS-CLÉS : Biotope branchial - *Dicentrarchus labrax* - Écologie parasitaire - Modélisation - Monogenea.

RÉSUMÉ
(Travail original)

L'analyse de la structure fonctionnelle des communautés nécessite que l'on s'interroge aussi sur l'hétérogénéité de leur environnement et des biotopes colonisés. Les branchies du Bar Dicentrarchus labrax représentent un biotope pour plusieurs ectoparasites ; certains aspects de l'hétérogénéité de ce biotope ont été étudiés quantitativement. Les fonctions traduisant les variations du nombre de filaments branchiaux et de la surface branchiale colonisable par les Monogènes parasites de ce Poisson ont été établies au cours de la croissance des hôtes. Les effets des modifications physiques que subissent de tels biotopes sur l'organisation des peuplements parasitaires sont ensuite discutés.

KEY-WORDS : Branchial biotope - *Dicentrarchus labrax*- Parasitic ecology - Models - Monogenea.

SUMMARY
(Original scientific paper)

The biotope of branchial ectoparasites of fishes : factors of variations in the pattern sea bass-monogeneans

For the analysis of functional structure of communities, ecologists are obliged to extend their investigations to the heterogeneity of their environment and colonized biotopes. The gills of sea bass ***Dicentrarchus labrax*** *serve as a biotope for several ectoparasites ; some aspects of the heterogeneity of this biotope were studied quantitatively. The models expressing the variations of number of branchial filaments, and branchial area that can be colonized by monogeneans, were established in terms of the lenght of fishes. Such biotopes being subjected to significant physical modifications, the effects of the latter over the organization of parasitic settlements are then discussed.*

1 — INTRODUCTION

1.1. *LE BIOTOPE D'UN PARASITE*

Une population de parasites peut répondre à la définition de la «population» donnée par LEGAY et DEBOUZIE (1985), et représenter : «un (ou plusieurs) ensemble (s) d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment de leur cycle de développement et interagir alors sur les mécanismes de leur reproduction».

Comme l'ont souligné ces auteurs : «même si la définition d'une population n'est fondamentalement ni spatiale, ni temporelle, cela n'empêche pas que les premières caractéristiques descriptives d'une population sont spatiales et temporelles». En effet, toute étude de la distribution d'organismes, de leur abondance, de leur agencement et des mécanismes en cause, implique un partage de l'espace colonisé ; ce morcellement introduit la notion de niveau de perception écologique (LONG, 1974), BLONDEL (1979) distingue cinq niveaux de perception, correspondant à des structures biologiques d'échelle décroissante : le niveau continental, puis régional ; le niveau du secteur, du biotope et enfin de la station.

Cette conception est également applicable au cas du parasitisme mais ne peut être réduite à une simple expression cartographique. En effet, une population parasitaire vit dans un milieu de type mosaïque et en outre mobile :

— chaque **espèce hôte** constitue un milieu colonisable par des espèces parasites caractéristiques, selon les règles de la spécificité (EUZET et COMBES, 1980). Chacune de ces espèces parasites est de plus étroitement inféodée à une partie de cet hôte (tube digestif, branchies, système circulatoire...).

— lorsqu'un système espèce hôte-espèce parasite est constitué, chaque **individu hôte** représente par suite le milieu colonisable le plus élémentaire ; ce dernier est de plus en perpétuel

* Reçu le 21 novembre 1986, accepté le 21 mai 1987.

déplacement.

Si maintenant on considère un biotope comme :

— une certaine étendue topographique homogène dans ses conditions physiques et ses caractères biotiques (KENDEIGH, 1961),

— une entité observable dont on peut, pour un groupe taxinomique donné, faire une typologie (BLONDEL et BOURLIÈRE, 1979),

— le support du niveau d'intégration biologique que constitue la communauté (BLONDEL, 1979),

nous admettrons que le tube digestif ou la musculature d'une espèce hôte représentent des biotopes différents, car ils répondent aux trois conditions précitées.

Dans le cadre d'une étude sur les ectoparasites des branchies de Poissons, nous parlerons donc de biotope branchial pour traduire l'ensemble des tissus branchiaux d'une espèce hôte, et en partie occupé par le stade fixé d'un parasite (Monogène, Copépode, Protozoaire...).

Nous précisons espèce hôte car la notion de spécificité (EUZET et COMBES, 1980) est, dans le cadre du parasitisme, indissociable de celle de biotope. Ainsi, les branchies de *Dicentrarchus labrax* et *Dicentrarchus punctatus*, les deux Serranidae hôtes du Monogène *Diplectanum aequans*, sont pour ce parasite deux types voisins de biotopes.

Un tel concept perd naturellement toute signification si l'on s'adresse à des compartiments non homologues d'un cycle parasitaire, par exemple deux hôtes successifs dans un cycle hétéroxène.

Si l'on considère en outre avec BLONDEL que «la station est une réalité géographique que l'on peut localiser dans l'espace alors que le biotope est une réalité écologique qui peut se définir par une série de stations disjointes», nous devons reconnaître que les branchies d'un individu hôte pourraient aussi bien être considérées comme une station que comme un biotope.

Pour lever cette ambiguïté, nous admettrons que les branchies d'une espèce hôte représentent, pour un Monogène ou un Copépode qui s'y fixe, un biotope constitué de motifs répétitifs et disjoints aussi nombreux qu'il existe d'individus hôtes. Ces motifs représentent des **biotopes élémentaires**, terme que nous préférons à celui de «microbiotope» parfois employé pour définir la répétition d'une telle structure spatiale. Ces biotopes élémentaires abritent des topodèmes qualifiés en parasitologie d'**infrapopulations** (1), et caractérisés quantitativement par l'**intensité** (2).

Le terme de **station** peut et devrait être utilisé, quant à lui, pour traduire la plus petite unité de territoire d'un biotope élémentaire où, à l'échelle du phénomène étudié, se trouve réunie au moins une fraction des espèces de la communauté.

1.2. *PROBLÉMATIQUE ET MODÈLE D'ÉTUDE*

Ce cadre sémantique étant posé, notre propos est ici de mettre en évidence, pour des parasites, l'hétérogénéité du biotope «branchies de Téléostéens» et les conséquences possibles de cette hétérogénéité sur la structure et le fonctionnement des peuplements existants.

Nous montrerons par ailleurs l'intérêt que revêt l'étude de ces «biotopes finis» colonisés par les parasites, dans le contexte général des recherches sur l'exploitation des ressources par des populations.

Les branchies du Bar ou Loup, *Dicentrarchus labrax*, représentent le modèle de biotope analysé. Chaque individu

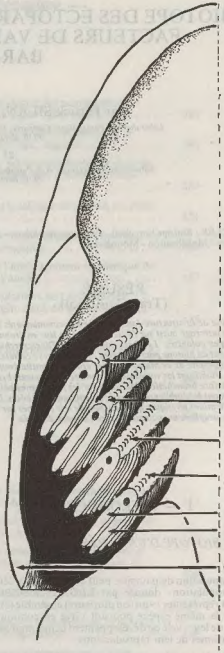


FIG. 1. — Schéma de la cavité branchiale gauche d'un Téléostéen (coupe longitudinale) (d'après KINGSLEY, 1926 *in* LAGLER, 1977).

A.I. = Arc I
A.II. = Arc II
A.III. = Arc III
A.IV = Arc IV
h.a. = Hémibranchie antérieure
h.p. = Hémibranchie postérieure
Op. = Opercule

(1) INFRAPOPULATION : tous les individus d'une espèce parasite présents sur ou dans un hôte (Cf. ESCH *et al.*, 1975).

(2) INTENSITÉ : nombre d'individus d'une espèce parasite présents sur ou dans un hôte, donc dans une infrapopulation (Cf. MARGOLIS *et al.*, 1982).

dispose de deux séries symétriques de quatre arcs branchiaux (Fig. 1), dont nous avons analysé certains aspects de l'hétérogénéité. Celle-ci peut être appréciée d'une double manière :

— chaque arc branchial est composé de deux hémibranchies, une antérieure et une postérieure (par rapport à l'axe longitudinal du Poisson). Chaque hémibranchie est constituée elle-même par une série de filaments branchiaux qui sont autant d'unités élémentaires sur lesquelles peuvent s'installer les parasites et en particulier les Monogènes. Les variations du nombre de ces filaments d'un arc à l'autre (hétérogénéité d'un biotope élémentaire à l'échelle de l'individu hôte), et d'un Bar à l'autre (hétérogénéité du biotope à l'échelle d'une population d'hôtes) ont été quantifiées.

— chaque filament branchial est assimilable à un parallélépipède dont deux des quatre plus grandes faces constituent les zones de fixation pour les Monogènes parasites de ce Poisson. Il importe par conséquent de s'interroger sur les variations de l'aire ainsi déterminée et potentiellement colonisable par ces Plathelmintes.

2 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. *VARIATION DU NOMBRE DE FILAMENTS BRANCHIAUX*

Les filaments sont dénombrés pour chacune des hémibranchies des quatre arcs unilatéraux, chez des Bars de taille croissante, donc d'âge croissant.

Le nombre de filaments des hémibranchies antérieure et postérieure d'un même arc étant sensiblement égal, seule la comparaison entre les arcs (de I à IV dans le sens antéro-postérieur) a été retenue. Pour cela, nous avons effectué le cumul du nombre de filaments des hémibranchies antérieure et postérieure d'un même arc.

Les mesures portent sur 19 Poissons et indifféremment sur les arcs gauches et droits, compte tenu de leur symétrie.

Les estimateurs des modèles non linéaires établis, ont été calculés sur le critère du maximum de vraisemblance et avec le logiciel MLP («Maximum Likehood Program») (ROSS, 1980). Les ajustements linéaires ont été réalisés en utilisant la méthode des moindres carrés.

L'homogénéité des variances entre échantillons a été appréciée sur la base du test de HARTLEY. Une analyse de variance à un facteur a servi à comparer statistiquement les pourcentages de filaments entre les différents arcs. Enfin, l'évolution de ces pourcentages en fonction de la longueur furcale (L_F) (longueur prise de la tête à la fourche de la queue d'un Poisson), a été entreprise à partir du test de nullité des coefficients de régression.

2.2. *VARIATION DE LA SURFACE BRANCHIALE COLONISABLE*

Pour estimer la surface totale de quatre arcs branchiaux d'un même côté, colonisable par des Monogènes, il convient de connaître en un premier temps celle de chaque hémibranchie. Pour ce faire, on procède à une projection en plan de la surface latérale (S_l) des hémibranchies (Fig. 2) ; cette surface représente la somme des surfaces latérales de chaque filament, ces derniers étant jointifs.

Un filament pouvant être considéré comme un parallélépipède, ce n'est pas en fait cette surface latérale qui est colonisée par des Monogènes, mais les deux faces perpendiculaires à ce plan latéral. Si la longueur de ces deux faces perpendiculaires est prise en compte dans la mesure de la surface latérale (puisqu'il s'agit de la longueur du filament), en revanche leur largeur ne l'est pas. Cette largeur, correspondant à l'épaisseur du filament, a été mesurée pour chaque Poisson ayant servi à l'analyse. Les mesures portent sur 16 individus.

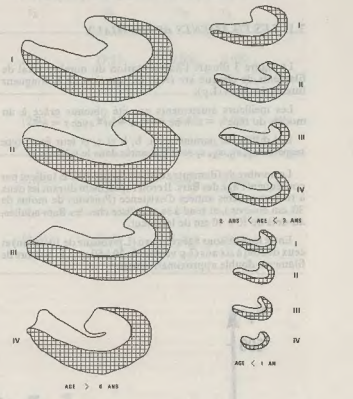


FIG. 2. — Projection des quatre arcs branchiaux unilatéraux chez trois *Dicentrarchus labrax* d'âges différents (Mesure des surfaces latérales hémibranchiales (S_l), lesquelles correspondent aux zones quadrillées des figures).

La surface colonisable S_i du ième arc est par conséquent égale à : $S_i = S_{l_i} \times a \times b \times c = S_{l_i} \times 2 \times 2 \times C$

avec S_{l_i} : surface latérale mesurée sur le ième arc

a : nombre de faces colonisables sur chaque filament, soit 2

b : nombre d'hémibranchies par arc, soit 2 (les surfaces latérales des hémibranchies antérieure et postérieure étant considérées comme égales).

c : facteur de correction =

$$\frac{\text{largeur de la face colonisable}}{\text{largeur de la face latérale}}$$

Enfin, la surface totale colonisable S des quatre arcs unilatéraux devient :

$$S = \sum_{i=1}^{4} S_i$$

Le lissage de la courbe de réponse $S = f(L_f)$, avec L_f la longueur furcale, a été effectuée à l'aide du logiciel MLP. Les

paramètres du modèle non linéaire ont été estimés par la méthode mathématique du maximum de vraisemblance. Par ailleur, les paramètres des droites de régression établies ont été calculés par la méthode des moindres carrés.

3 — RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. *LES FILAMENTS BRANCHIAUX*

La figure 3 illustre l'augmentation du nombre total de filaments de chaque arc (N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

Les meilleurs ajustements ont été obtenus grâce à un modèle du type $y = a + be^{-kx} = a + br^x$ avec $r = e^{-k}$.

Les différents paramètres a, b, k et r, et leur écart-type respectif s_a, s_b, s_k, s_r sont présentés dans le tableau 1.

Le nombre de filaments augmente donc avec la taille et par conséquent l'âge des Bars. Il croît rapidement durant les deux à trois premières années d'existence (Poissons de moins de 30 cm environ), et tend à se stabiliser chez les Bars adultes, au-delà de 30 à 40 cm de longueur.

Entre les Poissons âgés d'un an (L_F voisine de 10-15 cm) et ceux de cinq à six ans (L_F voisine de 50 à 60 cm), le nombre de filaments double approximativement.

Les arcs I, II, III et IV semblent présenter, dans cet ordre, un nombre décroissant de filaments, en rapport avec la réduction de la taille des pièces osseuses des arcs correspondants. La différence entre le nombre de filaments du plus grand arc (I) et du plus petit (IV) oscille, quelle que soit la taille du Poisson, entre 100 et 150 unités environ. Pour mettre en évidence une différence statistiquement significative du nombre de filaments entre les arcs, nous avons testé, par une analyse de variance à un facteur, l'hypothèse nulle suivante :

$H_o : m_{P_{F_I}} = m_{P_{F_{II}}} = m_{P_{F_{III}}} = m_{P_{F_{IV}}}$

avec $m_{P_{F_i}}$ la moyenne des pourcentages de filaments (P_F) du ième arc.

La figure 4 traduit la variation de ces pourcentages P_F en fonction de la longueur furcale de chaque Poisson échantillonné.

Bien que le test de HARTLEY mette en évidence une très faible hétérogénéité des variances entre les P_F des quatre arcs [$F_{observé}(2,7) > F_{0,025}(2,24)$ - Degrés de liberté : 18/18], nous admettons cependant qu'elles sont suffisamment homogènes pour employer une analyse de variance.

Les résultats généraux de l'analyse sont présentés dans le tableau 2.

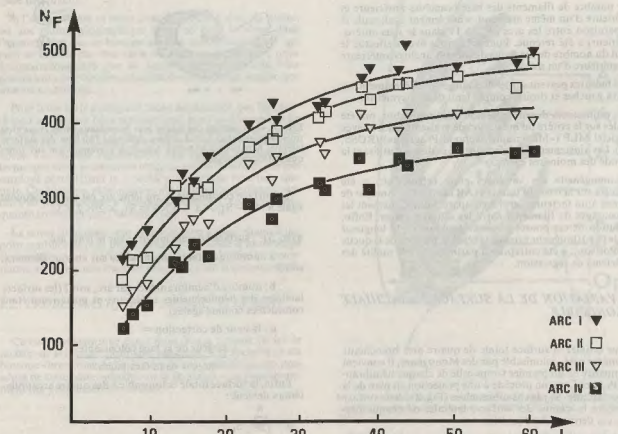


FIG. 3. — Courbes de croissance du nombre total de filaments par arc(N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

TABLEAU I

Courbes de croissance du nombre total de filaments par arc (N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F) : équations, écart-type des paramètres

	Equations	s_a	s_b	s_r	s_k
Arc I	$N_F = 514{,}90 - 411{,}17\ e^{0{,}05L_F}$ $= 514{,}90 - 411{,}17\ (0{,}95^{L_F})$	13,97	17,31	0,006	0,007
Arc II	$N_F = 490{,}45 - 420{,}32\ e^{0{,}05L_F}$ $= 490{,}45 - 420{,}32\ (0{,}95^{L_F})$	12,78	17,33	0,006	0,006
Arc III	$N_F = 431{,}97 - 412{,}58\ e^{0{,}06L_F}$ $= 431{,}97 - 412{,}58\ (0{,}94^{L_F})$	11,43	20,58	0,007	0,007
Arc IV	$N_F = 379{,}93 - 358{,}75\ e^{0{,}06L_F}$ $= 379{,}93 - 358{,}75\ (0{,}95^{L_F})$	13,05	19,28	0,008	0,008

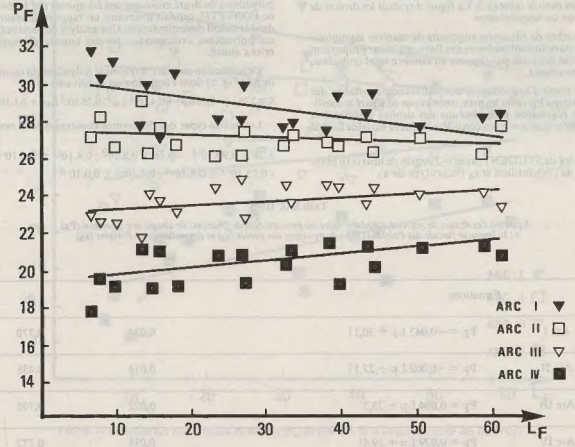


FIG. 4. — Variation des pourcentages de filaments (P_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

TABLEAU II

Analyse de variance sur les pourcentages de filaments (P_F) des quatre arcs branchiaux unilatéraux

Source de variation	DL	SCE	CM	F observé
entre les arcs (P_F)	3	828,317	276,106	145,5
résiduelle	72	136,571	1,897	
Total	75	964,888		

DL : degrés de liberté — SCE : somme des carrés des écarts
CM : carré moyen.

La valeur de F observée étant supérieure à F théorique pour $\alpha = 0{,}001$ (test unilatéral), nous rejetons l'hypothèse nulle H_O à un seuil hautement significatif. Nous admettons l'hypothèse alternative H_1 d'une différence entre les pourcentages de filaments des différents arcs. Il est par conséquent permis de penser que la décroissance du nombre de filaments de l'arc I à l'arc IV est bien réelle, quelle que soit la taille et donc l'âge du Poisson.

Par ailleurs, des ajustements linéaires entre P_F et L_F ($P_F = a L_F + b$; a et b étant des constantes), ont donné les résultats présentés dans le tableau 3. La figure 4 traduit les droites de régression correspondantes.

Le nombre de filaments augmente de manière asymptotique au cours du vieillissement des Bars, mais leur proportion sur chacun des arcs, par rapport au nombre total unilatéral, paraît invariante.

Pour tester l'hypothèse d'une différence constante des pourcentages P_F entre les arcs, nous avons comparé le coefficient de régression a de chacune des droites établies à la valeur théorique $\alpha = o$, en considérant que la variable $t = \frac{|a - \alpha|}{s_a}$ suit une loi de STUDENT, avec n-2 degrés de liberté (n étant la taille de l'échantillon et s_a l'écart-type de a).

Pour les quatre arcs, l'hypothèse nulle Ho : $a = \alpha = o$ (la pente de la droite est nulle) ne peut être rejetée au seuil 0,05. Nous admettons donc que les pentes de ces quatres droites (Fig. 4) ne sont pas significativement différentes de 0. Par conséquent, nous admettons aussi que la proportion de filaments sur chacun des arcs reste constante.

3.2. *LA SURFACE BRANCHIALE*

La fonction traduisant le plus correctement la variation de la surface branchiale S lors de l'accroissement en taille des Bars (L_F) s'est avérée être un polynôme. En conséquence, des polynômes de degré croissant ont été ajustés par la méthode de FORSYTH, qui fait intervenir un rapport de récurrence dans le calcul des estimateurs. Une analyse de variance entre ces polynômes orthogonaux permet ensuite d'accepter le mieux ajusté.

Ce test nous a conduit à retenir le polynôme du cinquième degré (Fig. 5) dont l'équation est la suivante :

$$S = 3{,}28\, L_F - 0{,}56\, L_F^2 + 0{,}4.10^{-1}\, L_F^3 - 0{,}75.10^{-3}\, L_F^4 + 0{,}1.10^{-5}\, L_F^5$$

Les écarts-types des différentes constantes sont respectivement :

$3{,}28 \pm 0{,}99.10^{-1}$; $-0{,}56 \pm 0{,}8.10^{2}$; $0{,}4.10^{-1} \pm 0{,}5.10^{-3}$; $-0{,}75.10^{-3} \pm 0{,}4.10^{-4}$; $0{,}1.10^{-5} \pm 0{,}0.10^{-4}$

TABLEAU III

Equation des droites de régression linéaire entre les pourcentages de filaments de chaque arc branchial (P_F) et la longueur furcale des Poissons (L_F) ; écarts-types des pentes (s_a) et des ordonnées à l'origine (s_b)

	Equations	s_a	s_b
Arc I	$P_F = -0{,}043\, L_F + 30{,}11$	0,024	0,770
Arc II	$P_F = -0{,}002\, L_F + 27{,}17$	0,014	0,438
Arc III	$P_F = 0{,}004\, L_F + 23{,}3$	0,022	0,705
Arc IV	$P_F = 0{,}029\, L_F + 19{,}41$	0,018	0,572

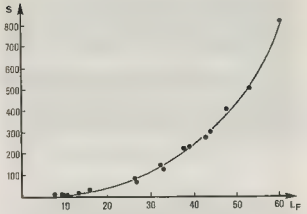


FIG. 5. — Courbe de croissance de la surface totale colonisable (S) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

La concavité de cette courbe est inverse de celle relative à l'accroissement du nombre de filaments sur chacun des arcs (Fig. 3). On constate en effet que l'aire ne cesse d'augmenter, mais sans fonction de freinage. Elle double entre l'âge d'un an (L_F voisine de 10-15 cm) et de deux ans (L_F voisine de 20-25 cm). Entre deux et six ans, elle augmente d'un facteur huit, en rapport avec la croissance des Bars.

Il convient de noter toutefois que les Bars de 60 cm ne sont pas les individus de taille maximale dans les populations sauvages, même si ces grands individus sont rares. Il peut par conséquent exister un point d'inflexion sur la courbe au-delà de 55-60 cm, et la fonction pourrait être en réalité de type logistique. L'échantillon considéré ici ne nous permet pas de mettre en évidence un tel changement de courbure.

L'établissement de la fonction polynôme nous autorise à calculer, par interpolation non linéaire, la surface moyenne théorique pour chaque taille (L_F) de Bars échantillonnés, et par conséquent les **densités** (3) de Monogènes par hôte parasité

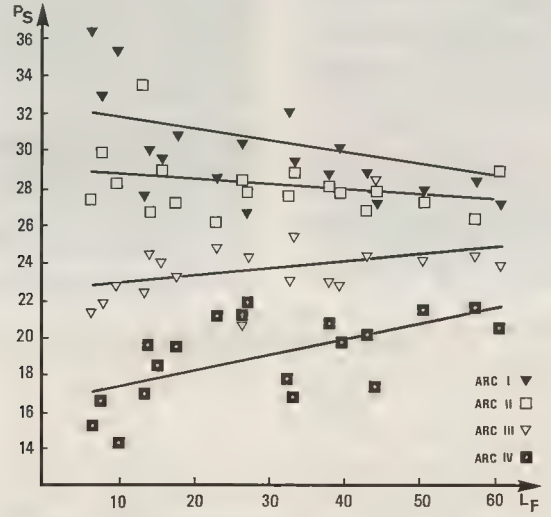


FIG. 6. — Variation des pourcentages de surface (P_S) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

(3) DENSITÉ : nombre d'individus d'une espèce parasite par unité d'aire, de volume ou de poids d'un tissu ou organe d'hôte infesté (Cf. MARGOLIS *et al.*, 1982).

Une deuxième remarque doit cependant être faite à ce propos : cette étendue colonisable S ne correspond pas réellement, de par l'existence de replis lamellaires au niveau de chaque filament, à la surface utile au métabolisme du Bar, et donc à la surface exacte de fixation pour les Monogènes parasites.

Le nombre et la surface de ces replis sont d'autant plus élevés que les Poissons sont grands. La taille de ces replis étant inférieure à celle des Monogènes qui s'y fixent, ils peuvent toutefois être négligés dans l'appréciation des densités de ces organismes. Ces dernières seront donc, dans la mesure où l'on considère l'aire réelle, légèrement surestimées, et cela d'autant plus que les Poissons sont âgés.

Tout comme l'hétérogénéité entre les quatre arcs I, II, III, IV a pu être appréhendée sur la base de leur nombre de filaments respectifs, elle peut l'être aussi en mesurant la surface colonisable de chacun d'eux.

La figure 6, qui traduit le pourcentage de surface relatif à chaque arc (P_S) en fonction de la longueur furcale des Poissons (L_F), montre que ces étendues recouvrent les mêmes proportions que le nombre de filaments. Les équations des droites de régression linéaire correspondantes sont présentées dans le tableau 4.

Ainsi, l'arc I représente en moyenne 29,7 pour cent de la surface totale colonisable, l'arc II 27,9 pour cent, l'arc III 23,5 pour cent et l'arc IV 18,9 pour cent.

Le test de nullité appliqué à ces nouveaux coefficients de régression nous indique désormais que les pentes, au seuil 0,05, ne sont statistiquement plus nulles pour les arcs I et IV ; en effet :

$$\text{arc I} : t(3,16) > t\,{}^{17}_{0,05}\,\text{DL}\,(2,11)$$

$$\text{arc IV} : t(3,15) > t\,{}^{17}_{0,05}\,\text{DL}\,(2,11)$$

Nous ne conclurons toutefois pas à une réduction progressive de P_S sur les arcs I et IV quand les Bars grandissent et cela pour trois raisons principales :

— pour un risque de première espèce légèrement supérieur à 0,05, il n'est plus possible de rejeter l'hypothèse de nullité de pente ;

— l'incertitude sur la mesure de surface n'est pas rigoureusement constante entre deux tailles successives, ou entre quatre arcs d'un même individu hôte. Les pourcentages se situant dans une gamme de valeurs peu étendue, il convient de ne pas donner à ces résultats plus de signification qu'ils n'en ont ;

— les très jeunes Bars utilisés ($L_F < 10$ cm), et qui sont en grande partie à l'origine d'une pente non nulle de deux de ces droites (I et IV), ne sont pas forcément représentatifs de cette classe d'âges, et leur surface branchiale, bien que faible, présente de façon générale une plus grande variabilité.

4 — CONCLUSIONS

Les résultats obtenus mettent en évidence l'**hétérogénéité** et les **modifications physiques importantes** que subit un biotope branchial pour un ectoparasite de Poisson. Ces modifications s'exercent de surcroît sur un pas de temps assez court, si l'on envisage leur amplitude chaque année.

Il va sans dire que les variations abiotiques, liées à la nature de l'environnement aquatique dans lequel se trouve le Poisson, s'ajoutent aux modifications étudiées (nombre de filaments branchiaux, surface branchiale colonisable) pour accroître la diversité des biotopes colonisés. Ainsi, un stade immature ou adulte de *Diplectanum* installé sur un point précis d'un filament branchial ne subira pas les mêmes contraintes abiotiques selon que ce filament appartient à un Bar juvénile ou âgé : la vitesse des courants, la température de l'eau, etc... ne sont le plus souvent pas identiques chez deux individus hôtes présentant des écophysiologies différentes.

La complexité structurale de tels milieux est en fait beaucoup trop grande pour être négligée dans certaines études d'écologie parasitaire, comme cela se fait le plus souvent.

En effet, si l'on admet avec BARBAULT (1981) que «la structure physique du milieu orienterait le jeu des interactions biotiques, et particulièrement des interactions compétitives, qui modèlent le profil des niches écologiques des espèces dont l'agencement constitue en définitive... la structure fondamentale des peuplements», on ne doit plus passer sous silence l'hétérogénéité du biotope dans le cadre d'une analyse des interactions biotiques entre parasites.

L'hétérogénéité des branchies ou du tube digestif d'un Téléostéen ne peut pas rester sans conséquence sur la struc-

TABLEAU IV

Equations des droites de régression linéaire entre les pourcentages de surface de chaque arc branchial (P_S) et la longueur furcale des Poissons (L_F) . écarts-types des pentes (s_a) et des ordonnées à l'origine (s_b)

	Equations	s_a	s_b
Arc I	$P_S = -0,098\ L_F + 32,59$	0,031	1,025
Arc II	$P_S = -0,027\ L_F + 28,77$	0,022	0,752
Arc III	$P_S = 0,043\ L_F + 22,22$	0,022	0,725
Arc IV	$P_S = 0,082\ L_F + 16,43$	0,026	0,882

ture fonctionnelle des populations qui les colonisent, donc sur celle des peuplements (richesse, diversité spécifique).

On ne peut donc interpréter les processus de colonisation et de dispersion par rapport aux hôtes, d'exclusion ou d'ajustements compétitifs entre les parasites sur la base des seules intensités ; or ce genre de pratique est encore courant dans la littérature parasitologique. Il est évident que les coactions biotiques, relevant de la reproduction (SILAN *et al* , 1983), du partage des ressources spatiales (SILAN et MAILLARD, 1986 ; SILAN, à paraître) ou autres, ne sont pas identiques selon que 50 individus, longs de 500 μm environ, se répartissent sur 50 cm^2 ou 800 cm^2. Ce qui est vrai en écologie pour les autres organismes fixés le reste pour la plupart des métazoaires parasites

Deux types de processus, conditionnés par l'hétérogénéité de ces biotopes, sont en fait à considérer :

— les **mécanismes densités-dépendants**, qui vont intervenir surtout sur le partage des ressources entre les individus d'une même infrapopulation, et éventuellement sur leur régulation. Les densités sont dans ce cas des descripteurs utiles à l'échelle de l'individu hôte ; elles ne permettent pas, seules, de caractériser la démographie d'une population de parasites, puisque ces densités peuvent être égales pour des intensités différentes. En revanche, elles doivent être utilisées pour tenter d'expliquer les règles d'organisation et d'interactions entre infrapopulations dans un biotope élémentaire (branchies d'un individu hôte par exemple) ;

— les **mécanismes intensités-dépendants**, à associer plus spécialement à la dynamique des populations parasitaires. Les intensités sont des descripteurs utiles au niveau d'une population d'hôtes ; elles permettent de caractériser la distribution des infrapopulations, et pas seulement celles des individus. Pour un certain nombre de populations parasitaires ainsi fragmentées sur le plan spatial, il semble bien que leur cinétique démographique dépende plus de l'effectif (intensité) que de l'agencement des individus dans le biotope élémentaire (plus directement lié à la densité) (SILAN, 1984).

BIBLIOGRAPHIE

BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements.* Masson, Paris.

BLONDEL (J), 1979. — *Biogéographie et écologie.* Masson, Paris.

BLONDEL (J.) & BOURLIÈRE (F.), 1979. — La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre Vie*, 33 (3) : 345-374.

ESCH (G.W.), GIBBONS (J W) & BOURQUE (J.E.), 1975. — An analysis of the relationship between stress and parasitism. *Amer Mid. Nat.*, 93 (2) 339-353

EUZET (L.) & COMBES (C.), 1980 — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *In : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Mem. Soc. Zool. Fr.*, Vol. III : 239-285

KENDEIGH (S.C), 1961. — *Animal Ecology.* Prentice-Hall New Jersey.

LAGLER (K.F.), 1977. — *Ichthyology.* John Wiley, London.

LEGAY (J.M) & DEBOUZIE (D), 1985. — *Introduction à une biologie des populations.* Masson, Paris.

LONG (G), 1974 — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes.* Masson, Paris

MARGOLIS (L.), ESCH (G.W.), HOLMES (J.C.), KURIS (A.M.) & SCHAD (G A.), 1982. — The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the american society of parasitologists. *J. Parasit.*, 68 : 131-133.

ROSS (G.J.S), 1980. — *Maximum likehood program.* The Statistics Department. Lawes Agricultural Trust. Rothamsted Experimental Station Ed.

SILAN (P.), 1984. — *Biologie comparée des populations de Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri, Monogènes branchiaux de Dicentrarchus labrax.* Thèse de 3ème cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 275 pp

SILAN (P.), EUZET (L) & MAILLARD (C.), 1983. — La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bull. Soc. Fr. Parasit.*, 1 : 31-36.

SILAN (P.) & MAILLARD (C.), 1986. — Modalités de l'infestation par *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite de *Dicentrarchus labrax*, en aquiculture. Éléments d'épidémiologie et de prophylaxie. *In : Pathology in marine aquaculture.* C.P. VIVARES, J.R BONAMI & E. JASPERS (Eds.). European Aquaculture Society, special publication n°9, Bredene, Belgique, 139-153.

COMPOSITION ET DÉTERMINISME DE LA VÉGÉTATION D'UNE PLAINE CÔTIÈRE MARÉCAGEUSE : LA MAFRAGH (ANNABA, ALGÉRIE)*

par Gérard DE BÉLAIR

Département de Biologie végétale Institut des Sciences de la Nature, Université d'Annaba — ANNABA, Algérie

et Mahmoud BENCHEIKH-LEHOCINE

Hydro-Projet Est, Bouhadid — ANNABA, Algérie

MOTS-CLÉS : Plaine côtière marécageuse - Associations - Groupes écologiques - Ecailles - Gradient - Mosaïque - Aménagement.

KEY-WORDS : Marshy coastal plain - Associations - Ecological groups - Scales - Gradient - Mosaic - Rural planning

RÉSUMÉ (Travail original)

L'analyse factorielle des correspondances d'un échantillonnage de la végétation sur une plaine côtière marécageuse (Annaba, Algérie) permet de déboucher sur une cartographie des groupements végétaux à fin d'aménagement. Du point de vue phytosociologique, trois associations sont mises en évidence : un ***Oleo-Lentiscetum****, une association à* ***Scirpus maritimus*** *et une troisième à* ***Suaeda fruticosa****. La répartition spatiale des groupements végétaux fait apparaître des structures différentes à l'Est et à l'Ouest de la plaine : écailles organisées respectivement en gradient et en mosaïque. Une telle carte débouche sur des recommandations d'aménagement*

SUMMARY (Original scientific paper)

A deterministic approach of vegetation composition in a marshy coastal plain, la Mafragh (ANNNABA, Algeria)

Factorial analysis of correspondences is used in conjunction with the sampling of vegetation in a marshy coastal plain.

Thus vegetation mapping is established in view of the planning of the area.

Phytosociologically speaking, three associations are brought to light : the ***Oleo-lentiscetum****, an association unit,* ***Scirpus maritimus*** *and third unit,* ***Suaeda fruticosa****.*

Distribution of vegetation in space shows the existence of different structures at the East and West of the plain : scales are arranged in gradient and in mosaic respectively.

The resulting map allows for proposals in rural planning.

INTRODUCTION

Un ensemble d'exigences régionales et nationales gouvernent l'étude ici proposée. Elles commandent donc les attendus de l'opération, dont découleront directement les objectifs de notre étude.

1. Les attendus de l'opération

Les objectifs d'aménagement agricole de la région dépendent de deux facteurs rares en Algérie : la terre arable et l'eau. Sous climat méditerranéen — il est trivial de le rappeler — la concentration des précipitations sur 6 mois conduit à un excès d'eau durant les saisons froides, tandis que la faiblesse de la pluviométrie pendant les 6 autres mois aboutit à un déficit hydrique lors des saisons chaudes. Dans les deux cas, la mise en culture s'avère donc difficile, sinon impossible. Le problème est donc d'aménager, durant la période pluvieuse, des réserves hydriques, libérées en période de sécheresse pour les besoins de l'agriculture : dès lors, les terres, assainies par laminage de crues, pourront être mises en culture en période humide et bénéficier de l'irrigation en période sèche.

Deux barrages (l'un, celui de la Bou-Namoussa, mis en service en 1968 — l'autre, celui de la Mexenna, en voie d'achèvement) à l'amont de deux oueds (Bou-Namoussa et Kbir) traversant la zone d'étude, répondent à un premier objectif d'aménagement de la région. Le premier a déjà permis de mettre en valeur un périmètre irrigué à vocation de culture intensive (plasticulture y compris) à l'Ouest de cette zone : principalement, cultures maraîchères, cultures fourragères (en vue de l'élevage bovin laitier) et cultures industrielles ; le taux d'occupation du sol est, à l'heure actuelle, compris entre 120 et 130 % (un cinquième à un tiers des sols étant occupé deux fois par an). Il s'étend sur environ 15 000 ha.

* Reçu le 18 septembre 1986, accepté le 21 mai 1987

Un objectif identique est assigné à la plaine, dont nous ouvrons l'étude. Mais, la relative unité géomorphologique et pédologique de la plaine irriguée fait place ici à une très grande hétérogénéité, devant amener à des décisions d'aménagement plus nuancées. La pièce maîtresse de cette plaine est un marais, alimenté par le delta formé principalement par les oueds précédents et dont l'altitude moyenne n'excède pas les deux mètres. Autour de ce marais, se répartissent des terres inondables (3 mois/an en moyenne), exploitées en pacage ou en pâturage naturel, de terres généralement exondées, mises en culture temporaire et au Sud-Ouest de terres à altitude plus élevée, faisant partie du périmètre irrigué, et exploitées intensivement : c'est la seule frange de la plaine mise en valeur. Cet ensemble est encadré au Nord par des dunes à Olivier-Lentisque et à Chêne kermès, gênant l'évacuation vers la mer des eaux en excès et au Sud par des collines à Olivier-Lentisque et Chêne-Liège dégradés et en partie reboisées en Eucalyptus.

Le marais et ses alentours sont, de plus, un site très important de migration hivernale d'une faune aviaire très diversifiée (Anatidés, Limicoles, Cigognes, Hérons cendrés...) et le gîte habituel d'une faune aviaire autochtone (Hérons pique-boeuf, Foulques, Mouettes...).

2. Les objectifs de l'étude

Aucun choix raisonné n'intervient encore dans l'utilisation de cet espace et aboutit donc à une sous-utilisation de ses potentialités. Les remarques précédentes permettent donc de préciser nos objectifs :

— étude des conditions d'une utilisation plus intensive, sinon optimale des ressources locales,

— équilibre écologique d'intérêt international et régional à rechercher, en vue d'éviter la rupture des migrations aviaires,

— création d'une zone de loisir-détente et de recherche scientifique, en raison de la double présence d'une agglomération importante (Annaba) et d'une Université.

Il nous a paru nécessaire d'expliquer l'hétérogénéité de cette zone, afin de rechercher les compromis permettant cette utilisation multiple de l'espace disponible. Dans cette perspective, nous avons choisi de mettre en évidence les diverses caractéristiques du milieu, à partir d'une carte de la végétation. L'examen de cette carte permettra de suggérer des propositions d'utilisation de l'espace.

3. Plan d'étude

Pour répondre aux questions posées, nous aborderons successivement les points suivants :

— le matériel, en l'occurence la zone d'étude et son histoire, puis les méthodes utilisées pour aborder ce travail : la cartographie phytoécologique, les modalités de la cartographie, les données mésologiques, les méthodes de l'inventaire phytoécologique et le traitement des données,

— les résultats, mettant en évidence les aspects généraux de la végétation, puis les associations, les groupes floristiques et enfin la structure de la végétation,

— la discussion devrait permettre d'aboutir à une première synthèse écologique et de proposer d'éventuels choix d'aménagement.

I — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. *MATÉRIEL*

1.1. La zone d'étude

Il s'agit ici d'une plaine côtière marécageuse, située à l'Est du port d'Annaba (lat. N : 36°54' — long. Greenwich 7°46'E) : la plaine de la Mafragh. Elle peut être considérée comme une unité géomorphologique, limitée au Nord par la mer Méditerranée, au Sud par un ensemble de massifs numidiens argilo-gréseux, à l'Est par l'oued Bou Lathan et à l'Ouest par le périmètre irrigué, dit de la Bou-Namoussa.

Le climagramme du quotient pluviothermique d'EMBERGER situe cette région dans l'étage bioclimatique subhumide à hiver chaud

L'ensemble de la plaine représente environ 15.000 ha et la zone d'étude 10.000 ha (les 5.000 ha qui en font la différence ayant fait l'objet d'études antérieures).

1.2. Historique de la zone

Les études, concernant le sol et la végétation, sont réduites ici à des études préliminaires :

— en 1952, DURAND fait état de deux types de sol de marais : solonchaks et sols insaturés ; il précise sur les premiers les groupements végétaux rencontrés,

— en 1953, JOANNON affiche son scepticisme vis-à-vis d'un aménagement rentable de cette région, tout en préconisant la création d'une rizière de 75 ha,

— entre 1953 et 1957, EHRWEIN étudie les sols à proximité de l'oued El-Kbir et dans le secteur des Beni-Urgine (à l'Ouest de la Bou Namassa) en vue d'implanter des rizières,

— ce projet sera repris en 1964, puis abandonné

En contre-partie, si la zone est sous-utilisée, elle n'est pas vide d'actions partielles d'aménagement, mais la plupart d'entre elles n'a pas été poursuivie :

- à l'Ouest de la Bou Namoussa, les premières interventions ont eu lieu en 1840 sur les Beni Urgine du bac (zone située à proximité d'un ancien bac traversant l'oued Mafragh), se poursuivant jusqu'en 1955 sur les grands domaines :

— drainage de la face interne des dunes et maîtrise des oueds Bou Alallah et Bou Kamira (à l'Ouest de la Bou Namoussa),

— aménagement et début d'exploitation d'une rizière ; depuis 1968, la frange ouest et sud-ouest de la plaine a été aménagée et intégrée au périmètre irrigué de la Bou Namoussa,

- à l'Est de l'oued Chourka et au Sud de l'oued El-Kbir :

— mise en place d'une rizière également sur les bourrelets de l'oued El-Kbir,

— amélioration spontanée réalisée par les paysans privés (action de drainage et d'adossement).

A l'heure actuelle, mis à part le secteur irrigué (socialiste et privé) et le secteur marécageux, la plaine fait l'objet d'une

exploitation extensive de prairies naturelles, sous forme de fourrage récolté ou de pâturage (près de 10 000 têtes bovines). Ici ou là, se pratiquent quelques cultures d'été (tomate industrielle et petit maraîchage).

Notons que la partie sud-est est coupée par une levée de terre, portant autrefois la voie ferrée d'un petit train desservant la ligne Annaba-El Kala.

Eparses et partielles sont donc les études, dispersées les actions d'aménagement, aussi comprend-t-on l'intérêt d'une recherche globale sur la région, débouchant sur des décisions d'aménagement.

2. *MÉTHODES*

2.1. Principes utilisés pour la mise en évidence de la structure et du fonctionnement écologique de la zone.

Nous disposions d'une couverture systématique de 102 relevés pédologiques (un pour cent hectares), régulièrement dispersés et repérés sur carte (Fig. 1).

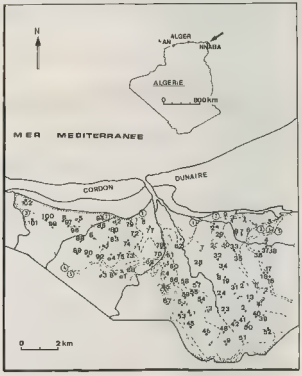


FIG. 1. — Carte de situation.
1. en pointillé : limites de la zones d'étude,
2. en tireté : courbes bysométriques (en mètres : chiffres entourés d'un cercle),
3. position des relevés pédologiques, numerotés de 1 à 102

Nous avons utilisé cette couverture comme base d'un échantillonnage floristique. Nous pouvions alors cartographier les unités de végétation en les expliquant par les variables pédologiques : ces dernières semblent en effet avoir un rôle prépondérant dans la structuration et le fonctionnement écologique de la zone.

Nous avons choisi comme moyen de décrire la végétation «l'association», au sens retenu par BRAUN-BLANQUET *et al.* (1952) «le terme association est employé pour désigner les unités de végétation basées surtout sur les espèces caractéristiques et différentielles au sens de l'Ecole Zuricho-Montpelliéraine». Le même auteur complète cette définition ainsi : les unités de végétation en association sont «des ensembles végétaux de composition floristique et de physionomie déterminée répondant à des conditions stationnelles bien définies».

La sous-association chez cet auteur est «caractérisée par des espèces différentielles absentes dans les sous-associations proches» et le faciès «correspond à la simple prédominance d'une espèce donnée».

Parvenu à ce stade d'organisation de la végétation, on aurait pu concevoir une cartographie limitée aux faciès, mais :

— d'une part, nous nous heurtions à une difficulté : comment cartographier des faciès se chevauchant, pour un certain nombre, les uns les autres ?

— d'autre part, nous ne rendions pas compte de tous les résultats de l'analyse statistique.

Aussi, avons-nous adopté — faute de terme plus satisfaisant — l'expression «groupe floristique», caractérisé à l'intérieur des faciès par une ou deux espèces différentielles, couvrant un secteur géographique déterminé et ayant une signification écologique. Du même coup, ces unités de végétation peuvent être cartographiées et rendre compte de la finesse de l'analyse statistique. Un certain nombre de ces groupes floristiques correspondent aux diverses unités, décrites par LONG (1974), pour la Tunisie septentrionale, qu'il définit comme «des unités synthétiques concrètes, identifiables et cartographiables sur le terrain».

Nous conserverons le terme «unités de végétation», tant qu'un rassemblement d'espèces n'aura pas un statut déterminé (association, sous-association, faciès, etc...). Le terme «secteur» visera le découpage de l'espace (l'espace étant premier dans notre type d'approche) à partir d'un regroupement des relevés floristiques homogènes.

2.2. Les modalités de la cartographie

Si les unités de végétation peuvent être définies avec une certaine précision, les contours de chaque unité (ou la définition des divers secteurs) sont plus difficiles à établir. On a habituellement recours à la télédétection pour réaliser cet objectif.

Elle a a pour initiateurs dès 1919 un Anglais, THELEN, puis les Français TROCHAIN et CHEVALIER (en 1930), enfin l'Ecole de GAUSSEN en 1946 (auteurs cités in REY, 1964). Depuis les Britanniques ont rassemblé, lors de leur symposium (1981) sur «Ecological mapping from ground, air and space» (FULLER édit. 1981), leurs expériences dans le domaine de l'application écologique et souligné l'aspect opérationnel des outils maintenant disponibles : photographies aériennes, télédétection spatiale, données Landsat et infographique.

Mais, si la «télédétection aérienne et spatiale» est un outil indispensable pour individualiser les unités de végétation cartographiées, le groupe de travail DECADE (1984) remarque que «le plus souvent on ne dispose pas de couverture aérienne spécifique à la recherche phytosociologique». Ce groupe se fait ainsi l'écho de REY (1964) soulignant déjà il y a vingt ans cette absence ; en effet, curieusement la «phytointerprétation» (REY, ibid.) ne dispose pas aujourd'hui de beaucoup plus de données sur ce sujet.

L'outil, dont nous disposions, était la couverture aérienne au 1/20-22 000e sur les feuilles d'Annaba et de Boutelja, mission 1972, seule mission disponible. Le peu d'interventions humaines sur cette zone et, de toutes façons, l'absence totale d'un programme d'aménagement de l'espace nous habilitaient à l'utiliser malgré son ancienneté. Le développement abondant de la végétation laisse supposer que cette mission est intervenue au printemps de cette même année —année, où la pluviométrie a largement dépassé la moyenne annuelle de 690 mm (1971/745 mm — 1972/721 mm), marquant ainsi nettement les limites entre les secteurs inondables et les secteurs accessibles à la culture

En strate presqu'uniquement herbacée, la photo aérienne fera ressortir les unités de végétation hygrophile généralement en teinte plus sombre ainsi que les unités forestières, tandis que les unités habituellement cultivées seront remarquables par les alignements de cultures. Mais, les unités de terres, cultivées de temps à autre, ou de jachères seront plus difficiles à individualiser à partir de la photo aérienne : en effet, les nuances de grisé les mettent peu en évidence. Reste accessible dans la photo aérienne la densité de l'habitat, répartie en habitat nul, habitat dispersé, habitat aggloméré, habitat dense. Aussi l'avons-nous utilisée pour déterminer les contours, aidés des extrapolations fournies par les variables de milieu, particulièrement l'altitude

2.3. Les données mésologiques

L'unité géormorphologique de la plaine de la Mafragh est sillonnée d'Ouest en Est par une série d'oueds : Bou Kamira (le seul à exutoire indépendant), Bou Alallah, Bou Namoussa (aux crues écrêtées par un barrage en amont) et El-Kbir, tous alloctones, et un oued autochtone, le Chourka. Cette unité est une cuvette de remplissage alluvionnaire et colluvionnaire ; ses points bas sont occupés par le marais du M'Krada et par une série de merjats (petits marais) et de kreldjs (ravins), créant avec les bourrelets d'oueds un espace en «damers», piégeant les eaux.

Un cordon dunaire borde cette unité au Nord et constitue un obstacle naturel supplémentaire à l'évacuation des eaux Un seul exutoire en effet permet aux eaux de s'écouler : l'oued Mafragh. Ce même exutoire, lorsque la pression des eaux est insuffisante en amont, est le siège de refoulement des eaux marines lors des tempêtes d'équinoxes et cela par le biais de l'oued Chourka jusque dans le marais. Ce phénomène de refoulement des eaux salées est favorisé par la faible altitude moyenne de cette zone, variant de un à trois mètres (au plus loin de la mer, 12 km, le marais se situe à une altitude de 2 mètres).

Cette plaine a été systématiquement prospectée à l'aide de 102 relevés pédologiques, effectués alors par la S.E.T.HY.-CO. (Société d'Etudes hydrauliques de Constantine). Seize variables pédologiques ont été retenues, dont treize sur deux horizons (0-30 cm et 30-60 cm), réparties en 105 modalités On en trouvera la description dans DE BELAIR (1981). La matrice des corrélations (A.F.C.) a permis de dégager les variables prépondérantes

Nous avons retenu pour cette étude les variables prépondérantes dont les corrélations intervariables (pédologiques) étaient les plus élevées, donc les plus significatives sur le facteur I, pour expliquer la végétation : le pourcentage d'argile, Na^+ dans la solution du sol et le drainage sur les deux horizons.

TABLEAU I

Liste des espèces (Flore de QUEZEL et SANTA (1962). La numérotation est celle de la figure 2

01 *Scirpus maritimus* L.
02 *Scirpus litoralis* Schrad.
03 *Juncus maritimus* Lamk
04 *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl.
05 *Alisma Plantago-aquatica* L
06 *Damasonium Alisma* Mill
07 *Phragmites communis* Trin
08 *Heleocharis uniglumis* (Link.) Schult.
09 *Salicornia arbica* L.
10 *Cressa cretica* L.
11 *Plantago coronopus* L.
12 *Lolium rigidum* Gaud
13 *Medicago intertexta* (L.) Mill
14 *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad
15 *Carlina racemosa* L.
16 *Eryngium Barrelieri* Boiss.
17 *Carlina lanata* L.
18 *Eryngium tricuspidatum* L.
19 *Hordeum maritimum* With
20 *Phalaris caerulescens* Desf.
21 *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch.
22 *Cynosurus cristatus* Poiret non L.
23 *Urginea maritima* (L.) Baker
24 *Trifolium maritimum* Huds.
25 *Atriplex hastata* L.
26 *Narcissus Tazetta* L.
27 *Scilla autumnalis* L.
28 *Ormenus praecox* (Link) Brig.
29 *Calycotome villosa* (Poiret) Link.
30 *Asphodelus microcarpus* Salzm. et Viv
31 *Mentha Pulegium* L.
32 *Rudolfia segetum* Moris.
33 *Atriplex littoralis* L.
34 *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (L.) Batt.
35 *Scolymus hispanicus* L.
36 *Cichorium Intybus* L.
37 *Inula crithmoides* L.
38 *Hedysarum coronarium* L.
39 *Picris echioides* L.
40 *Convolvulus arvensis* L.
41 *Galactites Durueï* Spach.
42 *Arthrocnemum indicum* (Willd.) Moq.
43 *Sonchus oleraceus* L.
44 *Rumex Acetosella* L. ssp. *angiocarpus* Murb.
45 *Avena fatua* L.
46 *Diplotaxis erucoides* (L.) DC
47 *Stachys marrubifolia* Viv.
48 *Artsarum vulgare* Targ. Tozz. ssp. *exsertum M.* et *W.*
49 *Borago officinalis* L.
50 *Convolvulus tricolor* L.
51 *Narcissus pseudo-narcissus* L.
52 *Olea europea* L. ssp. *sylvestris*
53 *Leotondon tuberosus* L.
54 *Ammi Visnaga* Lamk.
55 *Lythrum tribracteatum* Salzm.
56 *Lolium multiflorum* Lamk.
57 *Cynodon dactylon* (L.) Pers.
58 *Chrozophora tinctoria* L.
59 *Juncus acutus* L.

Espèces éliminées (à cause de leur rareté)

60 *Juncus subulatus* Forsk
61 *Pistacia lentiscus* L.
62 *Briza maxima* L.
63 *Daphne Gnidium* L.
64 *Euphorbia heloscopia* L.
65 *Avena bromoides* (Gouan) Trab
66 *Hordeum murinum* L

2.4. Les méthodes de l'inventaire de végétation

Chacun des 102 profils pédologiques représente un point de mesure, lui-même considéré comme une station. A proximité de chaque profil, a été effectué un relevé floristique, suivi de 2 répétitions, encadrant le premier relevé à une distance moyenne de 200 mètres. Chaque station est donc représentée par trois relevés floristiques. Chaque espèce a été affectée d'une note d'abondance-dominance, normalisée dans l'échelle de BRAUN-BLANQUET (0, +, 1 à 5), transformée en échelle 0, 1 à 6 pour faciliter l'analyse.

Nous obtenons ainsi un tableau de 306 relevés × 66 espèces, répartis en 102 groupes de 3 répétitions. Chaque groupe est situé sur une carte au 1/100.000e. Sept espèces ont été éliminées comme peu significatives, parce-qu'elles n'étaient présentes que dans un seul relevé, donc rares. Il restera donc un tableau de 306 relevés × 59 espèces.

La variabilité entre sous-stations (les 3 répétitions) d'une même station étant négligeable, ces sous-stations ont pu être regroupées. Il a, en effet, été constaté que la quasi-totalité de la variabilité floristique se trouvait entre stations.

Il reste donc disponible pour l'analyse un tableau de 102 stations × 59 espèces, ces dernières étant la moyenne des 3 notes d'abondance-dominance, appliquée aux 3 relevés floristiques par station (Cf. tableau I : liste des espèces).

2.5. Le traitement des données

Les données floristiques et pédologiques ont été analysées par MHAMDI (1984) pour répondre aux questions suivantes :

1. «Comment construire une carte de végétation ?

2. Comment caractériser écologiquement les différents groupements définis dans la partition factorielle et ceci par une étude des variables du milieu ?».

Pour la première question, MHAMDI étudie successivement le découpage de l'espace et donc le regroupement des stations au moyen :

1. «de la partition de l'espace par une méthode factorielle (cartographie des facteurs de l'A.F.C.)». Il prendra en compte 7 facteurs, ce qui est rare et manifeste la complexité du tapis végétal.

2. «des caractéristiques floristiques de cette partition ceci par cartographie successive de la répartition de chaque espèce ; la carte de chaque espèce sera superposée à la partition factorielle finale» ; en d'autres termes, chaque secteur de l'espace, découpé précédemment, sera caractérisé par son cortège floristique particulier. Il considère alors chacun de ces secteurs de l'espace comme floristiquement homogènes. Il obtient ainsi neuf secteurs.

3. «des modes d'agencement» entre secteurs ainsi définis il procède «par permutation de groupes d'espèces propres à chaque secteur et des secteurs de la partition factorielle», tout en respectant la logique dans les transitions (espèces sur deux ou plusieurs secteurs)». Il en arrive ainsi à une «réécriture optimale du tableau floristique lui permettant de juger du mode d'articulation entre groupements».

Quant à la deuxième question, il utilisera deux techniques statistiques :

— «le profil écologique groupement-variable et l'utilisation d'un test non paramétrique», l'un permettant d'«élucider le problème des relations entre espèces», l'autre de réaliser une ordination plus rigoureuse de l'ensemble des profils»,

— «l'analyse des correspondances multiples du tableau de milieu, auquel il adjoindra la végétation, considérée comme «le meilleur intégrateur du milieu» (GUINOCHET, 1973)».

II — RÉSULTATS

1. *INTERPRÉTATION DU TABLEAU FLORISTIQUE* (Cf. fig. 2).

1.1. Aspects généraux

Rappelons au départ que le regroupement des relevés par l'analyse factorielle comme la répartition spatiale des espèces sont immédiatement transcrits au moyen d'«une méthode graphique (AUDA, 1983)» par superposition des cartes d'espèces et des cartes de relevés (MHAMDI, 1984).

Aussi le tableau de végétation reproduit-il en colonnes la partition par le regroupement des relevés et en lignes le contenu en espèces de ces regroupements. A l'intersection de ces groupes de relevés (découpage par secteurs) et de ces groupes d'espèces (unités de végétation), nous obtenons donc des secteurs de l'espace occupés par des unités de végétation, que nous caractériserons plus loin. De plus, les permutations de lignes et de colonnes ont permis d'obtenir une réécriture optimale de ce tableau, en respectant la logique des transitions.

Nous obtenons alors :

— une partition des relevés : les relevés découpent l'ensemble de l'espace en 9 secteurs, les relevés de chaque secteur étant réunis à la fois en fonction de leur affinité floristique («des espèces liées» chez GOUNOT, 1969) et de leur proximité dans l'espace. Ils forment les secteurs : A, B, C, D, E, F, G, H et K,

— une partition des espèces occupant ces secteurs de façon complexe (cf. fig. 2). Leur cartographie «révèle l'existence de 4 types d'implantation :

- les cartes simples formées des espèces à localisation stricte» (ici, dans chacun des 9 secteurs),

- les cartes, formées des espèces présentes dans 2 secteurs à la fois de la partition factorielle,

- les cartes complexes ; à espèces présentes dans une série de secteurs,

- les cartes sans statut, d'espèces à «localisation diffuse» (MAHMDI, 1984)

Le terme «carte» est utilisé ici par l'auteur dans le sens de la répartition géographique.

1.2. Les associations et les unités végétales subordonnées (Cf. tableau II).

Le tableau s'organise autour de 3 associations (Cf. fig. 4) :

— le *Scirpetum maritimi* (Br.Bl. 1931 in BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1952),

— l'*Oleo-Lentiscetum*, rattaché par BRAUN-BLANQUET à l'*Oleo-Ceratonion* (Br.Bl., 1936, in BRAUN-BLANQUET, 1952), cette association est reconnue comme telle par ALLIER et LACOSTE (1979, en référence à Br.Bl

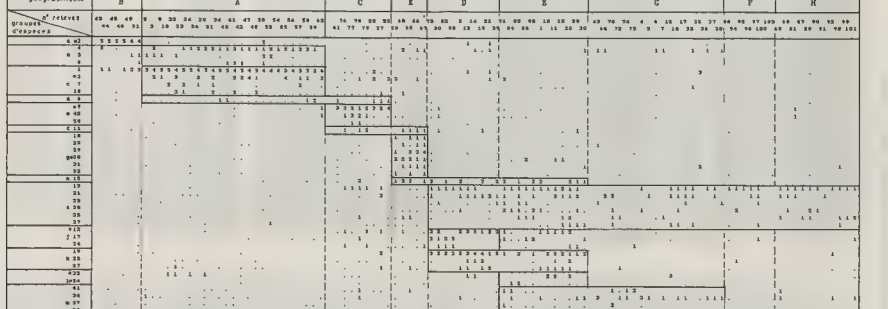


FIG. 2. — Tableau floristique réorganisé

En lignes se trouvent les 59 espèces réparties en 19 groupes (a à s). En colonnes figurent les 102 relevés répartis en 5 unités de végétation (I à V) et 9 secteurs géographiques (A à K) L'unité V présente une partition secondaire (V$_1$ à V$_5$). Les numéros d'espèces, correspondant à la liste du tableau I, qui sont accompagnés d'un point, précisent la caractéristique ou différentielle de l'unité de végétation. Ce modèle du tableau phytosociologique est obtenu à partir de la cartographie de 7 facteurs de son analyse des correspondances (Cf. NAHMDI, 1984).

TABLEAU II

Récapitulatif des groupements végétaux. Les secteurs géographiques renvoient à la carte de la figure 3. Les numéros des unités constituent la légende de cette carte et renvoient à la figure 4. Comme dans cette dernière les chiffres entre parentheses indiquent les références bibliographiques (2) -LONG (1975), (3) - SIMONNEAU (1953), (4) - BRAUN-BLANQUET (1952).

Secteur géographique	Numéro des unités		Unités de végétation	Nombre de relevés	Nombre d'espèces
B	I		**Association *Scirpetum maritimi*** (4) Faciès à *Scirpus littoralis*	6	1
A	II		**Association *Scirpetum maritimi*** (4) Faciès à *Juncus maritimus*	25	4
K	IV		**Association *Oleo-Lentiscetum*** (4) Faciès à *Asphodelus microcarpus*	5	6
			(*) **Association *Suadetum fruticosae*** (3)		
C	III		(*) S/Association à *Salicornia fruticosa* (3) Faciès à *Salicorna arabica*	8	3
			(*)(+) S/Association à *Inula crithmoides* (3)		
D	V_1	V_A	(*)(+) Faciès à *Hordeum maritimum* (2) Groupe floristique à *Lolium rigidum*	10	3
E	V_2		Groupe floristique à *Atriplex littoralis* et *Ammi Visnaga*	12	2
G	V_3	V_B	(*)(+) Faciès à *Phalaris caerulescens* Groupe floristique à *Lolium multiflorum* et *Chrozophora tinctoria*	18	2
F	V_4	V_C	(*)(+) Faciès à *Ridolfia segetum* (2) Groupe floristique à *Convolvulus tricolor* (2)	7	3
H	V_5	V_D	(*)(+) Faciès à *Borrago officinalis* Groupe floristique à *Avena fatua*	11	5

et Mol , 1951), par GAUSSEN (1958) confirmée pour la Kroumirie par DEBAZAC *et al.* (1952)

— et le *Suadetum fruticosae* (association à *Suaeda fruticosa* et *Sphenopus divaricatus* de SIMONNEAU, 1952), assez proche du *Suaedeto-Kochetum hirsutae* (Br.Bl , 1928, *in* BRAUN-BLANQUET, 1952).

● L'*Oleo-Lentiscetum* est présent sur la plaine sur un promontoire de grès numidiens qui le protège des inondations. Il est représenté au Sud sur les massifs gréso-numidiens. BRAUN-BLANQUET (1936, *in* Br.Bl. *et al.*, 1952) le rattache à l'*Oleo-Ceratonion*, DEBAZAC *et al.* le confirme pour la Kroumirie, GAUSSEN (1958) le considère comme un véritable climax. LONG (1974) le classe parmi les unités forestières pour la Tunisie septentrionale. Ici, l'association se présente sous une forme dégradée à *Asphodelus microcarpus* (secteur K). Il forme donc une unité isolée par rapport aux autres associations.

● Le *Scirpetum maritimi*, subordonné au *Phragmition* par BRAUN-BLANQUET (1952), est reconnu comme «colonisant les vases fines au bord des étangs et des fleuves de la région côtière». LONG (1974) considère cette association comme fortement hygrophile. Deux espèces caractéristiques constituent avec leurs compagnes deux faciès :

— l'un à *Scirpus littoralis* (caractéristique d'association chez BRAUN-BLANQUET, 1952) : il domine le secteur B,

— l'autre à *Juncus maritimus* (compagne de haute présence chez Br.Bl., 1952) : il est prédominant dans le secteur A.

Tous deux ont été identifiés par SANTA et DAUMAS (1958).

● Le *Suadetum fruticosae* évoque quelque peu le *Suaedeto-Kochietum hirsutae*, décrit par BRAUN-BLANQUET (Br.Bl. 1928, in Br.Bl., 1952). Cependant, l'étude de SIMONNEAU (1953) sur sols salés d'Oranie, plus proche des conditions générales de notre zone d'étude, nous invite à opter pour l'association à *Suaeda fruticosa* et *Sphenopus divaricatus* qu'il propose. Il lui subordonne deux sous-associations : l'une à *Salicornia fruticosa* et l'autre à *Inula crithmoides*.

— Sous-association à *Salicornia fruticosa* (= *S. arabica*), limitée ici à la prédominance de cette espèce ; on la considérera présente sous la forme d'un faciès dû à la même espèce, présente dans le secteur C, reconnue par LONG (1974) pour la Tunisie. Cette sous-association dépend pour BRAUN-BLANQUET (1952) du *Salicornietum fruticosae*. Associée à *Arthrocnemum indicum*, cette sous-association est subordonnée par SIMONNEAU (1954) en Oranie à l'association à *Suaeda fruticosa* et *Sphenopus divaricatus*.

Sur solontchaks, souligne le même auteur, la sous-association à *S. fruticosa* se développe en milieu constamment humide, mais rarement submergé, à salinité inférieure à 10 g °/∞ de NaCl (chlorures solubles) et à très faible sédimentation. Des submersions de plus de 6 mois par an entraînent la régression et la disparition des espèces *Salicornia fruticosa* et *Arthrocnemum indicum*, qui sont supplantées par un peuplement pur de *Juncus maritimus* + *Juncus subulatus* (rencontré hors étude).

De plus, le taux de chlorures solubles des eaux (supérieur à 10 g °/∞ de NaCl) favorise son extension.

Dans notre zone, la hauteur d'eau varie entre un mètre (plus de 6 mois par an), lorsque l'exutoire de la Mafragh joue son rôle et peut atteindre 2 à 3 mètres (3-4 mois par an), lorsque l'exutoire est saturé (lors des tempêtes) ou que la barre a obturé toute évacuation des eaux. Lors des tempêtes, les eaux marines (chargées en fin d'été de 40 à 43 % de chlorures), refoulent par cet exutoire jusqu'à 1,2 km au Sud de la plaine. Ce jeu des eaux favorise donc ici également l'évolution des unités de végétation.

— Sous-association à *Inula crithmoïdes* (secteur D + E + F + H), à laquelle sont subordonnées plusieurs faciès et groupes floristiques. Elle a rang d'association chez BRAUN-BLANQUET (1952) : *Agropyro-Inuletum crithmoides*. Les remarques de SIMONNEAU (1953) sur l'évolution possible de cette unité de végétation nous amènent à la considérer comme dépendante de l'association à *Suaeda fruticosa*, d'autant plus que BRAUN-BLANQUET (1931, *in* Br.Bl., 1952) marque son hésitation en en faisant une sous-association du *Salicornietum fruticosae*. Pour SIMONNEAU, cette sous-association, à taux de chlorures compris entre 2 et 10 g °/∞, peut évoluer vers l'association à *Festuca arundinacea* (espèce rencontrée hors étude), à condition que le milieu soit suffisamment humide et pas trop alcalin. Mais, si intervient un excès d'eau (submersion prolongée plus de 6 mois par an), s'installe progressivement un peuplement pur de *Juncus maritimus* + *Juncus subulatus* (eaux peu chargées en chlorures : moins de 10 g °/∞ de NaCl) ou par celui de *Scirpus martimus* (eaux nettement salées : plus de 15 g °/∞ de NaCl).

La dynamique de la végétation sur la plaine étudiée étant analogue à celle décrite par SIMONNEAU, nous sommes donc amenés à adopter le même point de vue. Ce jeu de l'évolution entre groupements végétaux est particulièrement lié, comme on a pu le constater, au taux d'humidité, à une submersion plus ou moins longue (moins ou plus de 6 mois), source elle-même des variations du taux de chlorures, en relation tantôt avec l'apport d'eaux douces des précipitations tantôt avec celui de eaux salées en provenance de la mer. Ces variations de conditions du milieu conduisent à la conclusion : l'association à *Suaeda fruticosa* peut évoluer vers l'association à *Scirpus maritimus* et *Juncus maritimus* ou le plus souvent les deux associations coexister avec une extension variable.

Ce passage possible d'une sous-association à une autre est intégrée par BRAUN-BLANQUET, 1952, sur «sansouïres» (Br. Bal., 1931) ; en effet, à la même classe, le *Salicornietea*, il subordonne à la fois deux ordres, le *Salicornietalia* et le *Juncetalia maritimi* ; il hésite cependant pour ce dernier auquel conviendrait mieux, souligne-t-il, le rand de classe.

Si nous conservons son premier point de vue, l'ensemble des unités de végétation — mis à part l'unité forestière — appartiendrait au *Salicornietea*, sauf le faciès à *Scirpus maritimus*, subordonné au *Phragmitetalia* (classe du *Phragmitetea* Tx et Preising, 1942, *in* Br. Bl., 1952).

1.3. Les groupes floristiques

Ces groupes s'organisent tous à l'intérieur de la sous-association à *Inula crithmoïdes*. Ils se répartissent en quatre faciès et cinq groupes floristiques, ces derniers occupant les secteurs D, E, G, F et H. Successivement, nous obtenons :

— un faciès, où prédomine *Hordeum maritimum*, au sein duquel s'individualisent deux groupes floristiques, dont les espèces différentielles sont pour le secteur D, *Lolium rigidum* et pour le secteur E, *Atriplex littoralis* (à l'Est) et *Ammi Visnaga* (à l'Ouest) ; la dernière espèce, contrairement aux précédentes, exprimant l'action humaine et donc un début d'artificialisation de la végétation. Elle fait le départ entre les groupes floristico-édaphiques et floristico-anthropozoïques de LE HOUEROU (1959).

— un faciès à *Phalaris caerulescens* et ses compagnes, messicole, commun aux groupes précédent (occupant le secteur E) et à celui occupant le secteur G, dont les différentielles sont à l'Est, *Lolium multiflorum* et à l'Ouest, *Chrozophora tinctoria*.

— un faciès à *Ridolfia segetum*, occupant à la fois les secteurs G et F à *Convolvulus tricolor* (LONG, 1974), par excellence unité de terres cultivées comme les groupes suivants,

— un faciès à *Borago officinalis*, commun au groupe précédent et au groupe à *Avena fatua*, colonisant le secteur H.

De plus, un certain nombre d'espèces, isolées ou en groupes, s'étale sur plusieurs secteurs. Leur présence s'explique par une plus large tolérance aux conditions écologiques, que les espèces confinées à un ou deux secteurs, et par la faculté de dissémination des diaspores par l'eau, le vent et les animaux.

Quelques espèces enfin sont difficilement intégrables à tel ou tel secteur par suite de leur très large ubiquité : toutefois, dans certains secteurs, elles sont totalement absentes.

1.4. La structure de la végétation

1.4.1. *Structure secondaire et structure principale*

La structre principale est mise en évidence par le facteur I de l'A.F.C. Ce facteur distingue en effet deux regroupements de secteurs : A + B + C (+ K) et D + E + F + G + H ; le premier (mis à part le secteur K occupé par une unité forestière) est remarquable par son caractère inondé (plus de 6 mois par an), le second l'étant par son caractère habituel d'exondation.

L'unité floristique la moins anthropisée est représentée par le faciès à *Scirpus littoralis* (hygrophile, inondé 6 mois par an), la plus anthropisée par le groupe floristique à *Avena fatua* (messicole, jamais inondé) : elles décrivent les deux extrêmes de la variation d'un gradient floristique, entre lesquels nous retrouverons toutes les nuances d'unités de végétation depuis la plus hygrophile à la mieux drainée.

Ces nuances seront successivement mises en valeur par les facteurs 2 à 5 de l'A.F.C. en ce qui concerne le secteur inondable, tandis que les facteurs 6 et 7 mettront en évidence la complexité du secteur exondé. De plus, ce dernier secteur révélera une organisation différente à l'Est et à l'Ouest, marquée par le facteur 2, qui distinguera 2 groupes de secteurs : l'un commun à l'Est et à l'Ouest, D + E +F, l'autre confiné à l'Ouest, G + H.

Ainsi, structure principale et structure secondaire reflètent bien la réalité de la plaine pour un observateur, même non averti : «un terroir inondé et un terroir émergé» (communication orale : LE COZ J).

1.4.2. *Écailles, mosaïque et gradients*

Ainsi, la succession des unités de végétation (*cf.* tableau modélisé des structures floristiques, fig. n°4) aboutit au type de structure décrit par GODRON (1967, *in* GODRON, 1982) et appliqué par l'auteur aux groupes écologiques : l'imbrica-

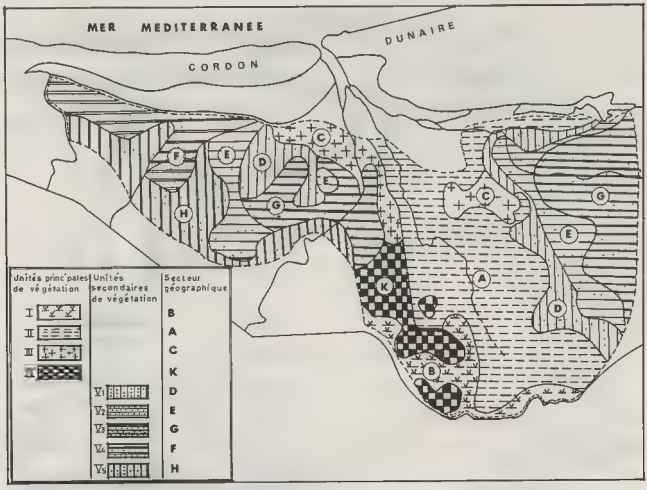


FIG. 3. — Carte de la végétation.
L'espace échantillonné est décomposé par l'analyse du tableau floristique en 9 zones (A à K). Unités principales et secondaires de la végétation sont identifiées au tableau II. On remarquera à partir de la disposition des unités D, E et G, la structuration du tapis végétal en écailles (partie Est) et en mosaïque (partie Ouest) à partir des mêmes groupes floristiques

tion en écailles, à la manière des tuiles d'un toit, le «ciment» entre les tuiles étant assuré par les espèces ou groupes d'espèces, recouvrant un ou plusieurs secteurs.

Cependant, la structuration de l'espace (Cf. fig. 3) par le découpage des secteurs occupés par les différentes unités de végétation est distincte à l'Est et à l'Ouest de la plaine :

— à l'Est, les unités de végétation des secteurs D, E et G épousent parfaitement les courbes de niveau — ce qui ne peut pas être un effet du hasard — aussi l'analyse a-t-elle mis en relief un gradient lié à l'altitude,

— à l'Ouest, les mêmes groupes s'emboîtent les uns dans les autres ; ils forment avec les groupes F et H, seuls présents ici, une structure en mosaïque, structure très fréquente du tapis végétal (GOUNOT, 1969).

En outre, cet ensemble forme une relative unité, puisque du point de vue phytosociologique, BRAUN-BLANQUET (1952) subordonne associations et sous-associations, ici décrites, au *Salicornietalia* ; elle reste relative, car sont irréductibles à cette hiérarchisation deux unités : les faciès à *Scirpus littoralis* et à *Asphodelus microcarpus*, dépendants d'autres classes.

III — DISCUSSION

2.1. Synthèse écologique

Chaque unité de végétation est déterminée non seulement par son contenu floristique, mais aussi par ses caractéristiques écologiques.

La figure 4 en retient quatre : drainage, argile, teneur en Na^+ et altitude, auxquelles nous intégrerons l'anthropisation (repérée sur photo aérienne par la densité de l'habitat). Trois d'entre elles présente des corrélations élevées sur les 4 premiers facteurs (MHAMDI, 1984) : ce sont les teneurs en argile et en Na^+ ainsi que l'anthropisation.

Un tableau synthétique rassemble ces données pour chaque secteur, occupé exclusivement par une unité de végétation, et reprenant en partie les résultats de l'analyse des profils écologiques, effectués par MHAMDI (Cf. tableau III).

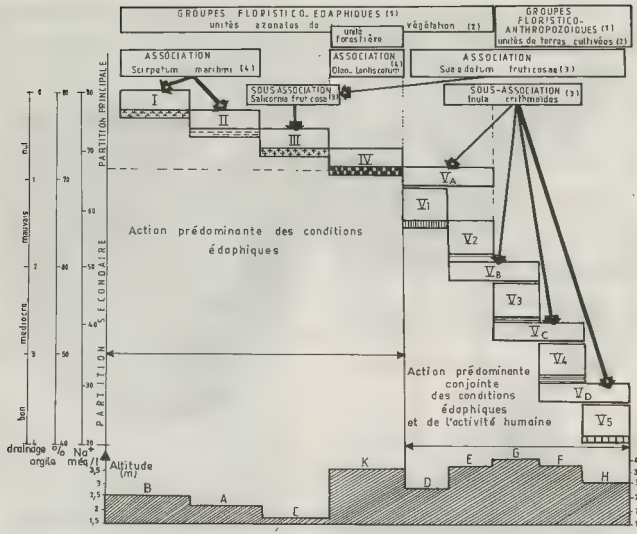


FIG. 4 — Tableau des structures floristiques.

On reprend ici la structure du tableau floristique (relevés en lignes et taxons en colonnes) obtenue dans la figure 2 en précisant la nature des groupements d'espèces et leur source bibliographique (1) — LE HOUEROU (1959), (2) — LONG (1975), (3) — SIMONNEAU (1953), (4) —BRAUN BLANQUET (1952). Sont mentionnés les principaux facteurs écologiques responsables de la structure du tapis végétal. En bas altitude moyenne des secteurs géographiques : à gauche, gradient des variables édaphiques les plus influentes (drainage, proportion d'argile, Sodium en solution dans le sol). On note que la structure écologique globale est caractérisée par le relais entre un gradient édaphique (granulometrie, salinité, humidité) affectant l'ensemble des secteurs et des unités de végetation et un gradient anthropozoique qui n'intervient que pour les secteurs D à H (pâturage puis mise en culture extensive).

Le développement suivant souligne les particularités de ces secteurs

— Secteur B (occupé par le faciès à *Scirpus littoralis*), qui se distingue du secteur A par un taux de Na^+ très élevé ; situé en moyenne à 12 km de la mer avec une altitude faible (2 à 3 m), il se trouve dans une situation défavorisant le drainage des eaux marines et acccumule ainsi d'année en année les chlorures. La photo aérienne fait nettement ressortir ce secteur marqué par des taches concentriques de *Scirpus littoralis*.

— Secteur A (occupé par le faciès à *Juncus maritimus, Alisma Plantago-aquatica* et *Heleocharis uniglumis*) à texture argileuse et teneur en Na^+ moyenne, à altitude n'excédant jamais 2 m et marécageux plus de 6 mois par an.

— Secteur C — faciès à *Salicornia arabica, Arthrocnemum indicum* et *Juncus acutus* — mal drainé à cause de la faiblesse de l'altitude (1 m à l'Ouest, 2 m à l'Est), à anthropisation nulle, autrefois partiellement drainé ; dans tous les cas, la faiblesse de la pente ou l'obstacle d'altitudes légèrement plus élevées au Nord (3 m à l'Est) favorisent le piégeage des eaux salées et donc une teneur en Na^+ très élevée malgré une texture plus légère (limono-argileuse), à proximité des oueds Bou Namoussa et El Kbir.

— Secteur K (faciès à *Asophodelus microcarpus, Olea europea,Calycotome villosa, Eryngium tricuspidatum* et *Cynosurus cristatus*) qui est marqué par une succession de petits massifs, culminant respectivement du Nord au Sud à 5 m, 65 m et 32 m, et prolongeant les massifs méridionaux, à texture argilo-limoneuse et anthropisation moyenne.

— Secteur D (occupé par le groupe floristique à *Lolium rigidum, Trifolium maritimum* et *Carlina lanata*) qui diffère à l'Ouest et à l'Est :

TABLEAU III

Caractérisation édaphique des secteurs géographiques définis par la carte de la végétation

Fact. édaph. / Secteurs géogr.	Drainage	Teneur en argile %	Taux de Na^+ (méq./l)	Alt. (m)	Anthropisation hab./km²
B	nul	élevée	fort	2-3	0
A	nul	élevée	fort à moyen	2	0
C	quasi nul	élevée	fort	1-2	0
K	mauvais	moyenne	faible	5 à 65	20-100
D	médiocre	moyenne	moyenne	2-3	0-7
E	mauvais à médiocre	moyenne	moyen	3-4	20-100
G	médiocre	moyenne à faible	faible	1-4	20-100
F	assez bon	moyenne à faible	faible	3-4	20-100
H	bon	moyenne à faible	faible	plus de 3	40-1000

- à l'Ouest, son altitude moyenne est de 2 m, favorable à un drainage possible ; cette zone a été choisie pour cette raison dans le passé en vue de l'implantation d'une rizière (1954), mais elle est traversée par de nombreux merjat (marais), chaabet (ravins humides) et khrehdj (rivières factices) et son anthropisation est quasi-nulle.

- à l'Est, il bénéficie d'une altitude un peu supérieure (2 à 3 m), permettant l'installation d'un habitat très dispersé (0-7 hab./km²), de cultures extensives sur les alluvions de l'oued El-Kbir, mal drainé sur la rive gauche (détail évident sur les photos, où la teinte est proche du noir), espace également choisi au Nord de ce secteur pour l'établissement d'une rizière à la même époque.

— Secteur E (occupé à l'Est par le groupe à *Atriplex littoralis*, à l'Ouest par le groupe à *Ammi Visnaga*) :

- à l'est, l'altitude varie autour de 3 m ; l'habitat y est dispersé (20 à 100 hab./km²) ; dans ce secteur, se répartissent marécages et cultures extensives,

- à l'Ouest, l'altitude varie autour de 4 m, sauf une inclusion (station 71) à 2 m ; ce secteur est favorisé par un ancien drainage (évident sur les photos) ; l'habitat reste encore très dispersé dans ce secteur, vide de cultures.

— Secteur G (occupé à l'Est par le groupe à *Lolium multiflorum* et à l'Ouest par le groupe à *Chrozophora tinctoria*), qui est assez bien drainé et à teneur faible en Na^+ :

- à l'Est, l'altitude varie autour de 4 m, l'habitat reste dispersé, la culture devient plus intensive,

- à l'Ouest, l'altitude est peu élevée (1 à 2 m), l'habitat est également dispersé, ce secteur est en partie cultivée sur les alluvions de la Bou Namoussa

— Secteur F, présent seulement à l'Ouest (occupé par le groupe à *Convolvulus tricolor, Stachys marrubiifolia, Arisarum vulgare* et *Hedysarum coronarum*), à altitude de 3 à 4 m, autrefois cultivé de manière intensive, puis de manière extensive, à habitat dispersé, mieux drainé naguère par la rigole des Anglais (canal d'assèchement) et l'oued Bou Alallah (aujourd'hui presque inefficaces), à teneur en Na^+ faible et texture plus légère.

— Secteur H (occupé par le groupe à *Avena fatua, Cichorium Intybus, Convolvulus arvensis, Rumex Acetosella* et *Lythrum tribracteatum* : à altitude dépassant toujours 3 m ; secteur cultivé à très cultivé (tracé net des cultures sur les photos), à habitat dense (40 à 1.000 hab./km²), à teneur en Na^+ faible et texture limono-argileuse.

Ce sont donc ces secteurs, occupés assez strictement par un assemblage d'espèces, défini comme faciès, auxquels sont inféodés des groupes floristiques, que nous avons retenus pour la cartographie

Sur le tableau modélisé, on pourra noter 3 grandes unités .

— unité 1, assemblant les unités de végétation I et II,

— unité 2, groupant III et IV,

— unité 3, réunissant les 5 autres unités de végétation (V).

Entre les unités 1 et 2, une coupure écologique distingue les unités de végétation hygrophiles de toutes les autres ; entre les unités 2 et 3, il semble que ce soit le passage d'une végétation climacique à une végétation artificialisée, qui soit prédominante.

Deux gradients paraissent de plus se chevaucher : l'un concerne les 3 unités, il synthétise les variables édaphiques : teneur en Na^+, pourcentage d'argile, drainage et altitude, l'autre n'intéresse que l'unité 3, il reflète l'anthropisation de plus en plus accentuée.

Cependant, le double gradient du milieu permet bien de rendre compte des modifications que subit la végétation au-delà des limites du relevé ou ensemble de relevés jugés de composition floristique homogène. Ce qui signifie que chaque unité de végétation exprime son optimum écologique dans un intervalle défini et peut déborder largement cet intervalle, qui lui est écologiquement favorable.

La carte de végétation met en évidence de son côté :

- à l'Est, une structure floristique en écaille qui s'exprime dans une organisation de type gradient, liée plus particulièrement à l'altitude, homologue de la zonation repérée sur l'étang de Palavas (BRAUN-BLANQUET, 1931, *in* Br. Bl., 1952),

- à l'Ouest, une mosaïque spatiale sur un gradient floristique (mosaïque spatio-floristique).

2.2. Propositions d'aménagement (Cf. fig. 5)

Quatre éléments essentiels président ici à une optique d'aménagement :

— mise en valeur maximale des terres en harmonie avec les options nationales et les choix spontanés de la population locale,

— équilibre écologique,

— recherche scientifique,

— aire de détente et loisirs.

La complexité du découpage par les unités floristiques et le jeu des variables édaphiques va entraîner des propositions d'aménagement, reflètent l'hétérogénéité du milieu. La plaine doit être envisagée comme une unité, mais dont chaque

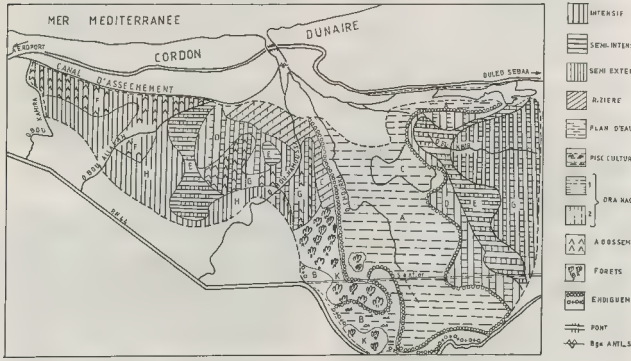


FIG. 5. — Carte des propositions d'aménagement.
Nous entendons par :

— intensif : l'occupation des soles deux ou trois fois par an, l'irrigation étant disponible en période sèche,

— semi-intensif : l'occupation de toutes les soles au minimum une fois par an et partiellement — avec l'appoint de l'irrigation — deux fois dans une même année,

— semi-extensif : l'occupation de toutes les soles une fois par an, en l'absence d'irrigation.

La mise en place de la rizière ne pourra être envisagée qu'après un choix délibéré de mise en culture de ce secteur, en un premier temps, le réseau existant pourrait être remis en fonctionnement, en attendant une extension

Le sentier supposera la remise en état des multiples ponts et ponceaux, qui livrent passage à l'oued Chourka et aux merjats.

Les lettres correspondent aux secteurs géographiques, caractérisés par des unités de végétation (cf. fig. 3).

élément doit subir un traitement individualisé : on parlera d'aménagement global individualisé.

De plus, l'ensemble des orientations suggérées devront tenir compte des secteurs non intégrés dans le présent travail : dunes littorales au Nord, delta proprement dit et djebels méridionaux.

2.2.1. *Mise en valeur maximale des terres*

Elle est liée à deux facteurs rares : la terre et l'eau présentes ici ; mais la terre reste encore généralement inutilisable par excès ou déficit hydrique. La maîtrise progressive des deux affluents principaux de l'Oued Mafragh (Bou Namoussa et El-Kbir) devrait permettre d'éliminer une partie des crues. Resteront les eaux de l'impluvium de la plaine : elles pourraient être soit éliminées vers la mer en concevant un ouvrage, évitant le colmatage de l'exutoire (probablement très onéreux), soit être rassemblées dans un secteur défini de la plaine ; dans tous les cas, un barrage anti-sel devra être édifié à la hauteur de la confluence des oueds (peut-être à proximité du pont reliant désormais les deux rives de l'oued Mafragh et en amont de ce pont).

Si l'on retenait la solution d'une collecte deseaux, cette retenue servirait de réserve estivale pour l'irrigation des terres assainies. La salinité des terres, ajoutée à la salinité partielle des eaux de retenue — au moins au départ — supposera un drainage de ces eaux d'irrigation, afin de réduire progressivement l'alcalinité des sols. De plus, le canal d'assèchement, pour redevenir opérationnel, nécessitera un recalibrage ; il drainait naguère les eaux dunaires et servait d'émissaire aux eaux excédentaires de l'oued Bou Kamira (à l'extrême-Ouest de la plaine) ; la même opération, en voie de réalisation, devra être effectuée sur l'oued Bou Alallah, afin de favoriser le drainage de la portion Ouest de la plaine.

Ainsi, pourront peu à peu accéder à une culture intensive en irrigué 5.300 ha environ, en tenant compte de l'individualité de chaque secteur :

— le secteur H, à altitude élevée, ne pose pas de problème d'excès ou de défaut d'eau et pourra être assez rapidement intégré dans sa totalité au périmètre irrigué (la pisciculture nécessitant la mise en place de brise-vents, totalement absents),

— le secteur F, dans la mesure où les drains (canal d'assèchement de Bou Alallah) fonctionnent correctement, pourrait être remis en semi-intensif, sinon en intensif, le taux de chlorures étant faible ; il nécessitera une opération d'adossement,

— le secteur G Est pourra rejoindre assez rapidement le secteur précédent, à condition qu'il ne serve plus de terrain d'épandage de crues pour l'oued El-Kbir et qu'un bon drainage soit assuré, l'altitude élevée (4 m) devrait en faciliter l'exécution,

— le secteur G Ouest sera plus délicat à mettre en culture au regard de l'altitude nettement plus faible (1 à 2 m) ; il nécessitera un réseau serré de canaux et drains, sinon un travail en «ados» des sols ; cette opération paraît plus intéressante — au moins en un premier temps — sur les alluvions de la Bou Namoussa, déjà en partie exploitées par les fellahs de la région,

— le secteur E, à l'Est comme à l'Ouest, en raison de l'altitude élevée (3 à 4 m), pourrait — en harmonie avec les orientations spontanées des ruraux — passer de l'extensif au semi-intensif. La présence de chlorures devra faire l'objet d'un traitement spécial, favorisant l'élimination des eaux trop chargées,

— le secteur D à l'Est comme à l'Ouest, à altitude faible, supposera beaucoup de précautions pour être mis en valeur, bien qu'à l'Est ait été tentée, avec un certain succès, la culture du riz. En un premier temps, serait à prévoir la mise en place d'un système d'évacuation des eaux en excès (drains et petits canaux), puis un ensemencement en fourrages (Graminées particulièrement) serait à envisager, pour permettre un assainissement progressif de ces sols ; les éleveurs locaux auraient également à leur disposition un fourrage amélioré (Orge, Fétuque, Ray-grass) pour les 10.000 têtes de bovins, présentes sur la région : éventuellement fourrages en semi-extensif.

— le secteur C pourrait faire l'objet d'une mise en culture, au moins à l'Ouest, les eaux pouvant être éliminées par un exutoire naturel, la Bou Namoussa. Les expériences de rizière, tentées en 1954/56, ont permis d'obtenir des rendements variant de 25 à 30 qx/ha. Un réseau très étudié de canaux permettait l'inondation puis l'exondation des parcelles en fonction du cycle végétatif du riz : il reste encore très apparent sur les photos aériennes. Sinon, il pourrait être intégré à la proposition d'aménagement suivante.

2.2.2. *L'équilibre écologique*

En ce qui concerne les secteurs A et B, il est illusoire, sinon dénué d'intérêt d'envisager leur mise en valeur agricole : le coût exorbitant à envisager (système polders) ne sera jamais couvert par les cultures mises en place. De plus, ces secteurs sont le lieu de passage d'une nombreuse faune aviaire migratrice, d'intérêt international et régional (sans compter l'aspect cynégétique) comme d'une faune aviaire autochtone.

Il serait donc souhaitable d'endiguer ces deux secteurs par une ceinture en levée de terres, permettant d'obtenir une retenue d'eau favorisant le transit des diverses espèces avicoles. Ce lac artificiel devra être doublé d'un barrage anti-sel sinon sur la Mafragh, du moins sur le Chourka, siège des refoulements d'eaux maritimes lors des tempêtes d'équinoxes. Une telle réserve permettra aux migrations diverses de se poursuivre. La ceinture d'endiguement devra être prolongée le long de la R.N. 44 souvent coupée lors des inondations hivernales. Pourrait être également envisagée, exclusivement sur le secteur B, une réserve piscicole, entourée d'une deuxième ceinture d'endiguement, reliée au Chourka, voie d'acheminement des Anguilles lors de leur migration.

De plus, le secteur K, occupé sur les franges par un habitat dispersé et portant une végétation à base d'Oléo-Lentisque, devrait être préservé comme «reposoire» et lieu de nidation éventuel des Oiseaux migrateurs et autochtones.

2.2.3. *La recherche scientifique*

Ajoutée aux autres moyens d'étude et d'approche des diverses populations avicoles, la levée de terre, rarement inondée portant l'ancienne voie ferrée Annaba-El Kala, pourrait être réaménagée en sentier : elle traverse d'Ouest en Est les secteurs B, K, A, D, E et G, depuis Sidi Kassi pour ressortir à proximité du Lac des Oiseaux. Ces secteurs, devenus accessibles, seraient dès lors disponibles pour tout type d'étude ou d'observation en toute saison.

2.2.4. *Aire de loisir et de détente*

Le secteur K et le sentier de «randonnée» pourrait être aménagés partiellement, en évitant absolument l'entrée de

véhicules à moteur, comme aire de loisir et de détente. La proximité d'une importante agglomération, comme celle d'Annaba, nécessitera cette perspective dans une optique d'amélioration de la qualité de la vie.

Cet ensemble de propositions devra être intégré à l'ensemble de la zone, particulièrement le secteur dunaire, au pied duquel une route Aéroport Annaba-les-Salines - Ouled Sebaa est en voie d'achèvement, doublée d'un pont sur l'oued Mafragh. L'objectif consiste en effet à désenclaver ce secteur, à développer une agriculture dunaire, actuellement embryonnaire et à favoriser le tourisme interne (dont l'accès aux plages et la détente dans un cadre à l'abri des pollutions).

Ces propositions d'aménagement veulent donc tenir compte de la réalité nuancée de cette plaine et de ses potentialités, tout en intégrant les orientations nationales et les options locales, pour obtenir un équilibre harmonieux entre les secteurs selon la triologie classique :

— l'ager avec les secteurs D (traité spécialement), E, F, G, H, et peut-être le secteur C Ouest = 5.000 ha (+ C : 5.300),

— le saltus avec les secteurs A, B et C Est = 3.700 ha (+ C : 4.0000),

— la silva avec le groupe K = 600 ha environ.

CONCLUSION

Cette enquête a été effectuée à partir d'une maille prédéfinie par les pédologues. Aussi, avons-nous pu aborder le terrain avec un maximum de naïveté, donc en l'absence d'a priori.

Nous avons utilisé une procédure relativement automatique : l'analyse des correspondances ; les résultats obtenus permettent d'accéder à une carte de la végétation.

Cette dernière comporte un certain nombre de groupements végétaux, définis pour la plupart dans la bibliographie (BRAUN-BLANQUET, 1952 ; SIMONNEAU, 1953/54 ; LE HOUEROU, 1959 ; LONG, 1974 plus particulièrement).

Le problème délicat des frontières entre unités de végétation a pu être en partie tranché sur la carte grâce à l'intervention des photographies aériennes.

Cette carte exprime donc un instantané de la végétation à une époque donnée, mais la concomitance d'unités de végétation à une période déterminée, à exigences écologiques différentes, appartenant presque toutes à une même unité phytosociologique, révèle le jeu subtil des variables du milieu modifiant le paysage sur plusieurs années, phénomène noté par SIMONNEAU 1953).

Une telle carte, étayée par un échantillonnage systématique et une analyse tenant compte du maximum d'informations, apportées par cette opération, peut être un outil intéressant pour gérer l'espace.

L'ensemble de ces analyses ouvre déjà sur des recommandations d'aménagement, aussi nuancées que l'hétérogénéité de la région étudiée le suggère : elles aboutissent à ce que nous pouvons appeler un aménagement global individualisé.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude à M. J.J. CORRE (Institut de Botanique de Montpellier) pour ses nombreuses suggestions et rectifications, qui ont enrichi et permis d'approfondir le présent travail, puis à M. MATHEZ et au personnel de la Bibliothèque de cet Institut, à M. LE FLOCH (C.E.P.E. -C.N.R.S. - Montpellier), dont l'apport bibliographique a permis d'étoffer cet exposé, à M. D. CHESSEL, sans lequel cette étude n'aurait pas vu le jour et dont la pensée rigoureuse a été un constant stimulant, enfin aux dessinateurs de l'Hydro-Projet Est (Annaba) qui ont bien voulu réaliser et perfectionner dessins et figures qui accompagnent ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

ALLIER (C.), LACOSTE (A.), 1979. — Maquis et groupements végétaux de la série du Chêne vert dans le bassin du Fango (Corse). *Ecologia mediterranea* n°5 - 1980 - Marseille - 58-82.

BRAUN-BLANQUET (J.), 1965. — Clef écologique pour déterminer les classes, ordres et alliances phytosociologiques du Midi méditerranéen. Stat. Inter. Géobot. Médit. et Alp. Montpellier -communic. n°132, 9-16.

BRAUN-BLANQUET (J.), ROUSSINE (N.), NEGRE (R.), 1952. — Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S. Paris, 297 p.

CORRE (J.J.), 1976. — Étude phyto-écologique des milieux hitoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu. *Vie et Milieu*, vol. XXVI, fasc. 2, série C, 179-245

DEBAZAC (P.), GUINOCHET (M.), MOLINIER (R.), 1952. — Note sur les groupements climaciques de la Kroumirie orientale. *Bull Soc. Bot. Fr.*, 99, 28-32.

DE BELAIR (G.), 1981. — Biogéographie et aménagement ; la plaine de la Mafragh (Annaba, Algérie), 143 p + annexes. Thèse de 3ème cycle. Univ. P. Valéry, Montpellier III.

DECADE (?.), 1984. — Cartographie et Développement ; Ministère des Relations Extérieures. Coopération et Développement. Paris. 176 p.

DURAND (J.), 1952. — Étude préliminaire des sols du marais de M'Krada. Ronéo. S.E.S. Alger, 5 p.

EHRWEIN (J.), 1954. — Étude pédologique. Relation entre les rendements de la récolte de riz 1953 et la nature des sols de la rizière «Calléja». Ronéo. S.E.S. Alger, 6 p.

EHRWEIN (R.M.), éd., 1981. — Étude pédologique. Expérimentation de la culture du riz dans la région de Bône. Ronéo. S.E.S. Alger, 4 p.

FULLER (R.M.), éd., 1981. — Ecological mapping from ground, air and space. Natural environment research council. England, 112 p.

GAUSSEN (H.), VERNET (A.), 1958. — Carte du tapis végétal et notice de la feuille Tunis-Sfax de la carte internationale du tapis végétal au 1/1.000 000e. *Bull. Serv. carte phytog*., Série A, T. II, fasc. 2, 31 p.

GODRON (M.), DAGET (Ph.), 1982. — Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson III, Coll. d'Ecol. 18, 163 p.

GOUNOT (M.), 1969. — Méthodes d'étude quantitative de la végétation - Masson et Cie éd. Paris, 314 p.

GUINOCHET (M.), 1973. — Phytosociologie. Ecol.I. - Masson et Cie. Paris. 227 p.

INSTITUT NATIONAL DE LA CARTOGRAPHIE, 1972. — Photographies aériennes au 1/20.000e. Annaba, Boutelja. I.N.C. Alger.

JOANNON (M.), 1953. — Délimitation des périmètres à vocation rizicole du département de Constantine. Rapport. Services agricoles de Bône. 3 p.

LE HOUEROU (H.N.), 1959. — Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Thèse doctorat d'Université, Montpellier, 3 vol., 503 p.

LONG (G.), 1974. — Diagnostic phytoécologique et aménagement du territoire. Tome I. Principes généraux et méthodes. Masson. Paris, 252 p.

MHAMDI (A.), 1984. — Contribution à la description statistique des relations espace-espèces-milieu en phyto-écologie. Thèse de docteur-ingénieur. Université C. Bernard. Lyon I, 138 p.

QUEZEL (P.) et SANTA (S.), 1962. — Nouvelle Flore de l'Algérie. Tomes 1 et 2, C.N.R.S. Paris 1.170 p.

REY (P.), 1964 — Photographie aérienne et végétation. C.N R.S Toulouse, 21 p.

SANTA (S.) et DAUMAS (P.), 1958. — Carte de la végétation d'Algérie. Bosquet-Mostaganem, 1/200.000e.

SIMONNEAU (P.), 1953 — Note préliminaire sur la végétation des sols salés d'Oranie. *Ann. Agron.* sér. A, 4e année, N° , I N R.A. Paris, 411-432.

SIMONNEAU (P.), 1954. — La végétation des sols salés d'Oranie. *Ann Agron.*, série A, 5e année, N°2, I.N.R.A. Paris, 225-258

Bull. Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 409-430

CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE ET DE LA PRODUCTION HERBACÉE DANS LES SAVANES SOUDANIENNES DE NAZINGA (BURKINA FASO). COMPARAISON AVEC D'AUTRES SAVANES OUEST-AFRICAINES*

par Anne FOURNIER

ORSTOM, 213 rue Lafayette — 75010 PARIS
et École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Production primaire herbacée - Savanes soudaniennes - Burkina Faso

RÉSUMÉ
(Travail original)

Les phytomasses maximales herbacées aériennes mesurées à Nazinga en 1985 ont varié entre 2,5 et 5 t/ha dans des faciès de savane herbeuse à savane boisée, tandis que la production primaire aérienne nette atteignant 3,5 à 8 t/ha. La cycle de la production aérienne, réparti sur 4 à 7 mois, s'est révélé fortement lié à la saison des pluies. Le rapport entre production primaire et phytomasse maximale aériennes a varié de 1,0 à 1,2. Les phytomasses souterraines, qui représentent en moyenne 80 % du total, ont varié de 3 à 10 t/ha. la production annuelle souterraine valant 8 à 9,5 t/ha. Les valeurs sont comparées à celles d'autres localités d'Afrique de l'Ouest.

KEY-WORDS : Herbaceous primary production - Sudanese savannas - Burkina Faso

SUMMARY
(Original scientific paper)

Seasonal variation in herbaceous plant phytomass and productivity of the Sudanese savannas et Nazinga (Burkina Faso). Comparison with other savannas of West Africa

Maximum aboveground phytomass of herbaceous plants was measured at Nazinga during 1985 in several grass to wooded savannas. They ranged from 2,5 to 5 t/ha while net primary production reached 3,5 to 8 t/ha. The cycle of aboveground production, lasting 4 to 7 months, was strongly linked to the rainy season. The ratio between aboveground net primary production and maximum phytomass ranged from 1,0 to 1,2. Underground phytomass (mean value, 80 % of total) ranged from 3 to 10 t/ha with and annual primary production of 8 to 9,5 t/ha. Data are compared to those of other localities in West Africa.

INTRODUCTION

Un certain nombre de synthèses sur la structure et le fonctionnement des savanes tropicales ont été publiées ces dernières années, elles correspondent à la nécessité d'essayer de dégager les lois générales régissant ces milieux qui occupent de très vastes superficies mais sont encore très imparfaitement connus (HUNTLEY et WALKER, 1982 ; SANFORD *et al.*, 1982 ; BOURLIÈRE, 1983 ; BOOYSEN et TAINTON, 1984 ; TOTHILL et MOTT, 1985). Ces ouvrages confrontent des études maintenant relativement nombreuses mais très diverses dans leurs buts, leurs méthodes et leur localisation géographique. Cette grande diversité rend, dans la plupart des cas, les comparaisons entre écosystèmes assez délicates. Parallèlement aux efforts de synthèses générales il semble donc important de developper dans des écosystèmes relativement peu différents entre eux, des recherches fondées sur des méthodes identiques de manière à permettre des comparaisons sur des bases sûres

Le présent travail, consacré aux cycles saisonniers de la phytomasse et de la production primaire de la strate herbacée des savanes soudaniennes de Nazinga au Burkina Faso, se situe dans le prolongement d'une série d'études initiées à Lamto en Côte d'Ivoire dans le cadre du Programme Biologique International (voir LAMOTTE, 1967). Il complète une série de données réunies sur les savanes préforestières de Lamto par CESAR (1971) et ABBADIE (1983) puis dans les savanes soudano-guinéennes de Ouango-Fitini au nord de la Côte d'Ivoire par FOURNIER (1982 a et b). La présentation des cycles saisonniers et des valeurs de production primaire de Nazinga va déboucher, au travers d'une comparaison avec Lamto et Ouango-Fitini, sur une ébauche de caractérisation fonctionnelle des savanes soudaniennes.

Le ranch de Gibier de Nazinga (1°36'W, 11°09'20"N, 280 m d'altitude) s'étend sur une superficie d'environ 800 km² au centre sud du Burkina Faso à l'emplacement d'une ancienne forêt classée. Aucune activité agricole ne s'y exerce depuis plusieurs dizaines d'années, la protection de la faune est assurée sur l'ensemble du territoire et seule une petite zone est actuellement consacrée à l'élevage de gibier. Une présentation générale du Ranch de Nazinga a été donnée par LUNGREN (1975) et une carte de végétation par DEKKER (1985).

*Reçu le 12 juin 1986, accepté le 30 avril 1987

Le climat de Nazinga est tropical sec avec une saison des pluies de mai à septembre et une saison sèche d'octobre à avril. Bien que la zone du Ranch ait été comprise entre les isohyètes 1.000 et 1.100 mm pour la période antérieure à 1961, les années suivantes ont été bien plus sèches et Nazinga s'est trouvé dans la bande 900 à 1.000 mm entre 1961 et 1970 puis dans la bande 800 à 900 mm entre 1971 et 1980. Le total annuel n'atteint finalement que 750 à 850 mm ces dernières années. Une étude de SPINAGE (1984), analysant sur plusieurs décennies le climat de la région de Nazinga, conclut cependant qu'il n'existe pas de tendance à l'assèchement à long terme. Les températures annuelles moyennes de la région sont comprises entre 27,6°C et 27,9°C (ASECNA).

Les sols, développés sur un substrat granitique, sont du type ferrugineux tropical.

Nazinga fait partie de la région phytogéographique soudano-zambézienne au sens de LEBRUN (1947), du domaine soudanien, du secteur soudanien méridional et du district Est-Volta Noire (GUINKO, 1984 et à paraître). Comme dans toute cette partie de l'Afrique, la strate herbacée est dominée par les Graminées pérennes, et des feux de brousse, allumés par l'homme depuis des temps reculés, parcourent chaque année la majeure partie du territoire. Dans les savanes africaines, la présence, la hauteur et le couvert des arbres et des arbustes déterminent toute une série de variations physionomiques dont une classification en quatre grands types a été proposée lors du colloque de Yangambi (voir TROCHAIN, 1957). Ces types physionomiques s'ordonnent généralement selon la topographie, les savanes herbeuses se situant sur les plateaux cuirassés ou les bas de versant alternativement saturés en eau puis très secs, et le boisement s'accentuant sur les sols plus profonds et mieux drainés. Conformément à ce schéma, le paysage de Nazinga est un ensemble de savanes plus ou moins hautes et denses, les formations forestières sont rares et de faible étendue, la plus grande partie du ranch est couverte de savanes arbustives et arborées tandis que les savanes boisées et herbeuses ainsi que les forêts claires ne représentent que de petites superficies.

Six parcelles qui correspondent à la gamme des faciès existant sur le ranch ont été sélectionnées pour le suivi de la phytomasse au cours de l'année 1985 ; leurs sols sont tous du type ferrugineux tropical lessivé. Les principales caractéristiques de ces sites d'étude son présentées au tableau I.

TABLEAU I

Principales caractéristiques des sites sélectionnés pour le suivi de la phytomasse à Nazinga en 1985

N° du site	Désignation	Principales espèces ligneuses (L) et herbacées (H)		Couvert ligneux en %	Situation Topographique	Horizon cuirasse (profondeur)
S1	Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*	*Andropogon ascinodis*	(H)	2 %	plateau	30 cm
		Schizachyrium sanguineum	(H)			
S2	Savane arbustive à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*	*Gardenia erubescens*	(L)	5 %	haut de pente	absent
		Terminalia laxiflora	(L)			
		Ximenia americana	(L)			
		Andropogon ascinodis	(H)			
		Schizachyrium sanguineum	(H)			
S3	Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum*	*Terminalia laxiflora*	(L)	20 %	mi-pente	60 cm
		Detarium microcarpum	(L)			
		Andropogon ascinodis	(H)			
		Hyparrhenia smithiana	(H)			
S4	Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*	*Terminalia laxiflora*	(L)	30 %	haut de pente	absent
		Crossopteryx febrifuga	(L)			
		Andropogon ascinodis	(H)			
		Brachiaria jubata	(H)			
		Elionurus pobeguinii	(H)			
S5	Savane boisée à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni*	*Isoberlinia doka*	(L)	40 %	mi-pente	absent
		Acacia dudgeoni	(L)			
		Andropogon ascinodis	(H)			
		Andropogon schirensis	(H)			
S6	Savane à annuelles sur bowal	*Loudetiopsis kerstingii*	(H)	2 %	plateau	10 cm
		Andropogon fastigiatus	(H)			

Site n°1. — Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*

Ce premier site est une savane herbeuse selon la classification de Yangambi (TROCHAIN, 1957) elle se situe sur un plateau et son sol présente un horizon cuirassé vers 30 cm de profondeur. Les Graminées pérennes les plus abondantes sont *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*.

Site n°2. — Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*

Localisée en haut de pente, cette savane arbustive présente un couvert ligneux très clair (5 %) assuré essentiellement par les trois espèces : *Gardenia erubescens, Terminalia laxiflora* et *Ximenia americana*. La strate herbacée y est dominée par deux Graminées pérennes : *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*. Le sol ne possède pas d'horizon cuirassé mais des taches et concrétions à partir de 60 cm de profondeur.

Site n°3. — Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum*

La troisième parcelle, située à mi-pente, est une savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* dont le couvert atteint environ 20 %. Les herbacées les plus abondantes sont les Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Hyparrhenia smithiana*. Un horizon cuirassé se rencontre vers 60 cm dans le profil pédologique.

Site n°4. — Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*

Cette savane boisée de haut de pente présente un recouvrement ligneux de 30 % assuré principalement par *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*. Trois espèces de Graminées pérennes y dominent la strate herbacée : *Andropogon ascinodis, Brachiara jubata* et *Elionurus pobeguinii*. Le profil pédologique présente des taches et concrétions à partir de 30 cm.

Site n°5 — Savane boisée à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni*

Dans cette parcelle où le couvert ligneux est le plus élevé, avec une valeur de 40 %, les deux principales espèces ligneuses sont *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni*, tandis que les deux Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Andropogon schirensis* dominent la strate herbacée. Située à mi-pente, cette savane boisée présente un profil pédologique à taches et concrétions au-delà de 45 cm.

Site n°6. — Savane à annuelles sur bowal

La dernière parcelle est une formatin herbeuse d'annuelles à *Loudetiopsis kerstingii* et *Andropogon fastigiatus* sur un plateau cuirassé dont le sol ne dépasse pas 10 cm d'épaisseur.

II — MÉTHODES D'ÉTUDE

1. *L'ESTIMATION DE LA PHYTOMASSE*

L'évaluation de la phytomasse aérienne et souterraine est faite par la méthode de la récolte qui est particulièrement fiable grâce à sa simplicité et à sa précision (FOURNIER et LAMOTTE, 1983). Elle consiste à couper au ras du sol la matière végétale aérienne sur des placettes échantillon et à prélever des «monolithes» de sol pour l'extraction des racines.

A Nazinga l'évaluation de la phytomasse aérienne sur chacun des sites a été faite à partir de 5 placettes carrées de 2 m de côté, soit 20 m² au total. Les racines ont été étudiées à partir de 20 prélèvements à la sonde de 8 cm de diamètre à trois niveaux de profondeur (0 à - 10 cm, - 10 à - 20 cm et - 20 à - 30 cm). Les échantillons de sols ont ensuite été lavés sur tamis pour la séparation des racines.

Un type d'échantillonnage très voisin du précédent a également été utilisé dans les deux autres localités qui vont être fréquemment citées dans le texte à titre de comparaison : Lamto (voir CESAR, 1971 ; ABBADIE, 1983) et Ouango-Fitini (FOURNIER, 1982 a).

2. *L'ÉVALUATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE*

La production primaire a été évaluée par la méthode de la somme des accroissements inspirée de GOLLEY (1965) et de MILNER et HUGHES (1968). Elle consiste à faire la somme des accroissements de la biomasse ou matière vivante entre les coupes en tenant compte également des accroissements de la nécromasse ou matière morte pendant les mêmes intervalles. La formule explicitant ce type de calcul est :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta Bi + \Delta Ni)$$

où :

P est la production primaire,

i le numéro d'ordre de la coupe,

Δ Bi la variation positive de biomasse depuis le relevé précédent,

et Δ Ni la variation positive de nécromasse depuis le relevé précédent.

La nécessité de tenir compte d'un passage possible de la matière du compartiment vivant au compartiment mort en l'absence de toute production impose cependant un certain nombre de conditions sur le signe et les valeurs relatives de Δ Bi et Δ Ni pour leur intégration au calcul. Ces conditions sont détaillées dans FOURNIER et LAMOTTE (*op cit*).

Pour les parties souterraines, le calcul de la production primaire a également été effectué par la somme des accroissements. Compte-tenu de l'inexistence de méthodes à la fois fiables et rapides pour séparer la matière vivante et la matière morte pour les racines, l'étude a porté sur l'ensemble du matériel végétal. C'est donc sur les variations de la phytomasse dans sa totalité (biomasse + nécromasse) que le calcul de production a été réalisé. Pour augmenter la précision de l'évaluation ainsi faite, la production de chacun des niveaux de profondeur a d'abord été estimée séparément puis la production totale a été calculée en sommant ces valeurs. Les problèmes particulièrement délicats que pose l'évaluation de la production des parties souterraines ne sont pas tous résolus, un ouvrage entier leur a d'ailleurs été consacré (BOHM,

1979). Il ne faut donc pas perdre de vue que les estimations disponibles dans la littérature comme celles qui sont présentées ici restent des approximations.

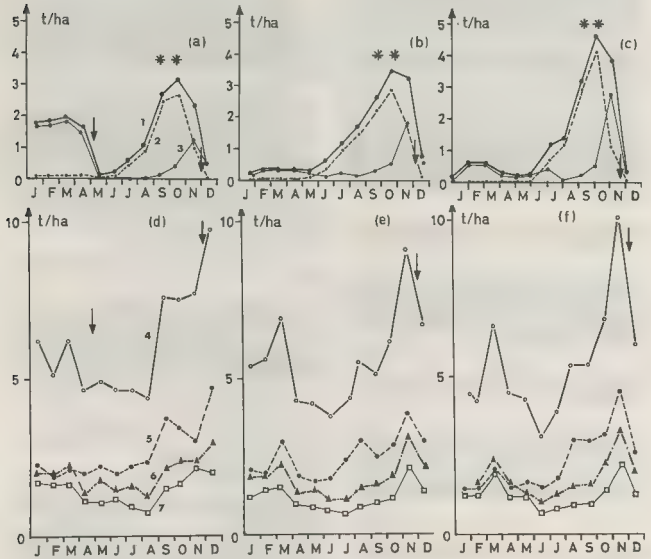


FIG. 1 — Cycle saisonnier de la phytomasse aérienne et souterraine herbacée dans trois savanes de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985

Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* (site n°1) a) parties aériennes , d) parties souterraines

Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* (site n°2) b) parties aériennes , e) parties souterraines.

Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* (site n°3) . c) parties aériennes ; f) parties souterraines.

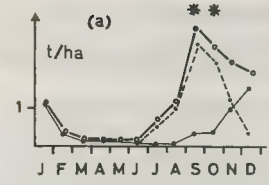
LEGENDE : Flèche : PASSAGE DU FEU. — Étoiles : période de floraison-fructification des Graminées pérennes.

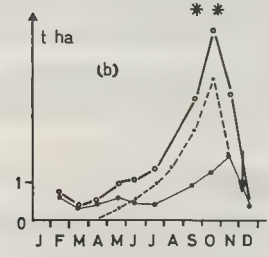
Parties aériennes

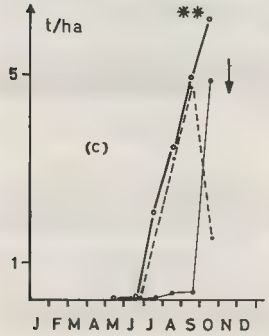
1 : ●—● phytomasse
2 : ●—● biomasse
3 : ●—● nécromasse

Parties souterraines

4 ○—○ total de 0 à -30 cm
5 : ●—● couche 0 à -10 cm
6 : ▲—▲ -10 à -20 cm
7 : □—□ couche -20 à -30 cm







III — RÉSULTATS

1. *LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE AÉRIENNE*

Dans l'ensemble de la masse végétale ou **phytomasse** ont été distinguées la **biomasse** ou matière vivante et la **nécromasse** ou matière morte, dont les cycles d'évolution sont analysés séparément.

1.1. Le cycle saisonnier de la biomasse aérienne

Trois phases distinctes peuvent être reconnues dans l'évolution de la biomasse (Fig. 1 et 2) : la repousse de saison sèche, la croissance vigoureuse de saison des pluies et la sénescence.

1.1.1. *La repousse de saison sèche*

Cette première phase prend place entre janvier et mai ou juin, elle correspond à l'apparition, plus ou moins précoce selon les sites, d'une biomasse qui reste faible.

En début d'année il y a tout d'abord extrêmement peu de matière vivante dans la savane boisée à *I. doka* (S5, fig. 2 a) et absolument rien dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4, fig. 2 b) ni dans la savane sur bowal (S6, fig. 2 c). Il faut attendre avril (savane à *I. doka*, S5) ou même mai (savane à *T. laxiflora*, S4 et bowal, S6) pour voir apparaître les premières pousses vertes en nombre appréciable.

Une faible biomasse de moins de 0,05 t/ha existe cependant déjà à la même époque dans la savane arbustive claire (S2, fig. 1 a) et dans la savane arborée (S3 fig. 1 c). Cette faible biomasse reste stable dans le premier site mais disparaît en février et avril dans la savane arborée.

Le cas de la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1 fig. 1 b) est un peu particulier puisque le feu n'y est pas passé en 1984 : la biomasse y est déjà relativement importante en janvier (0,14 t/ha) mais diminue légèrement en février et mars. Le passage tardif du feu, en avril 1985, modifie cependant peu le schéma d'évolution de la biomasse dans cette savane car la quantité de matière végétale ainsi détruite se reconstitue rapidement.

1.1.2. *La croissance vigoureuse de saison des pluies*

A partir de juin ou juillet selon les sites la croissance des plantes devient vigoureuse et la biomasse augmente fortement. Une accélération de la vitesse d'accumulation de la

---

FIG. 2. — Cycle saisonnier de la phytomasse herbacée aérienne dans trois savanes de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985.

a) Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* : site n°4

b) Savane boisée à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni* : site n°5

c) Savane à annuelles sur bowal : site n°6

Mêmes légendes que la figure 1.

biomasse, se traduisant sur les courbes par un point d'inflexion, se produit même pour trois des parcelles en août : la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1), la savane arborée à *T. laxiflora* (S3) et la savane boisée à *T. laxiflora* (S4), tandis que dans les autres savanes l'augmentation reste plus régulière. Les vitesses d'accumulation de la biomasse, voisines de 2 à 3 kg/ha/jour au début de cette phase atteignent plus de 40 ou 50 kg/ha/jour à la fin. Entre juin et juillet la biomasse augmente même de 84 kg/ha/jour dans la formation sur cuirasse !

Les valeurs maximales de biomasse sont atteintes à la fin de cette phase, c'est-à-dire en septembre dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4) et sur le bowal (S6) et en octobre dans les quatre autres sites.

1 1.3. *La phase de sénescence*

Dès la fin de la fructification des Graminées, leurs feuilles et tiges se dessèchent et meurent en grand nombre. Ce phénomène occasionne une diminution brutale de la biomasse entre octobre et novembre : en l'espace d'un mois, les valeurs chutent de moitié environ. Cette sénescence coïncide avec le retour à la saison sèche et le passage des feux de brousse qui détruisent le reste de la matière vivante. Ces feux ne font sans doute toutefois qu'accélérer la disparition de la matière verte qui se produirait sans eux comme en témoigne le cas de la savane boisée à *T. laxiflora* (S4). Dans ce site qui n'a pas brûlé lors du cycle d'étude (1985) une diminution de moitié de la biomasse se produit à nouveau entre novembre et décembre.

1.2. *LE CYCLE SAISONNIER DE LA NÉCROMASSE AÉRIENNE*

L'évolution de la nécromasse comporte deux phases : la longue stagnation de début d'année et l'augmentation de fin de saison des pluies (Fig. 1 et 2).

1.2.1. *La stagnation de début d'année*

Le cas le plus fréquent est celui où le feu, en passant vers le mois de novembre, a consumé l'essentiel de la matière herbacée du cycle précédent, dont il ne subsiste plus qu'une faible nécromasse inégalement répartie sur le terrain.

Quasiment nulle dans le cas de la formation à herbes annuelles sur bowal (S6), cette nécromasse est légèrement plus élevée sur les quatre autres parcelles brûlées peuplées de pérennes (S2, S3, S4 et S5). La différence entre le site S6 et les quatre autres s'explique par le fait que les chaumes des espèces pérennes sont généralement plus coriaces et moins secs que ceux des annuelles lors du passage du feu. L'intensité et la qualité de la combustion dépendent en effet d'un certain nombre de facteurs parmi lesquels l'heure de la journée, la force et la direction du vent, ainsi que la quantité et l'état du combustible végétal. C'est aux variations de ces paramètres qu'il convient d'attribuer les petites différences de nécromasse observées entre les quatres sites S2, S3, S4 et S5.

Il arrive parfois qu'il n'y ait pas de feu, ou qu'il passe très tardivement comme dans la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) où il n'est survenu que fin avril 1985. Une quantité importante de matière morte, de l'ordre de 2 t/ha dans le cas de cette savane, reste alors en place. Le passage du feu, fin avril, a ramené la nécromasse d'environ 2 t/ha à environ 0,02 t/ha et ce bas niveau s'est maintenu jusqu'en septembre. Cette phase de stabilité de la nécromasse est longue puisqu'elle dure 7 à 8 mois.

Dans toutes les savanes, qu'elles soient brûlées ou épargnées par le feu, la nécromasse reste donc stable durant toute la première partie de l'année jusque vers août ou septembre tandis que la biomasse a déjà commencé à augmenter.

1.2.2. *L'augmentation de fin de saison des pluies*

Vers août, septembre ou même seulement octobre, s'engage la deuxième phase qui est celle de l'accumulation de la nécromasse. A cette époque la biomasse continue encore à augmenter mais les nombreux organes formés quelques mois plus tôt deviennent alors senescents et passent à la nécromasse. Lorsque la fructification des Graminées est achevée, le phénomène de sénescence se généralise et l'accumulation de la nécromasse connaît une brusque accélération en novembre, un mois après le maximum de la biomasse qui, elle, se met à diminuer rapidement. Cette accélération est particulièrement marquée dans la formation à annuelles (S6) où la nécromasse passe en un mois de moins de 0,5 t/ha à presque 6 t/ha.

L'accumulation de la nécromasse est généralement interrompue par le passage du feu en novembre. Il semble toutefois que, sans lui, le maximum serait atteint plus tard, vers décembre ou janvier comme le suggère l'évolution de la nécromasse dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4, fig. 2 b) épargnée par l'incendie en 1985.

2. *LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE*

L'étude des racines, qui nécessite des travaux de terrain et de laboratoire très lourds, n'a été faite que pour trois parcelles qui sont : la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1), la savane arbustive claire (S2) et la savane arborée (S3).

2.1. Le cycle saisonnier global de la phytomasse souterraine

Quatre phases distinctes peuvent être reconnues dans l'évolution annuelle de la phytomasse souterraine : l'augmentation de début d'année, la phase transitoire de stabilité, l'augmentation de saison des pluies et la diminution de fin de cycle (Fig. 1).

2.1.1. *L'augmentation de début d'année*

Toutes les courbes d'évolution de la phytomasse de racines présentent le même phénomène en début d'année. Après une courte période de stabilité (janvier à février) la phytomasse augmente d'environ 1 ou 2 t/ha en un mois, puis diminue d'au moins la même quantité le mois suivant (mars à avril).

2.1.2. *La phase transitoire de stabilité*

Cette phase de stabilité est de longueur variable selon les sites : elle ne dure qu'un mois pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) mais deux mois pour la

savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2) et quatre mois pour la savane herbeuse à *A. ascinodis*.

2.1.3. *L'augmentation de saison des pluies*

Cette étape correspond au doublement de la masse des racines en l'espace de 4 ou 5 mois. C'est ainsi que le maximum absolu de la phytomasse souterraine est atteint dès novembre pour la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2) et pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3), mais seulement en décembre pour la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1). Il se produit toutefois un ralentissement au cours de cette augmentation rapide, ce que traduit le palier observé sur la courbe entre août et septembre dans la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) et dans la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) et entre septembre et novembre dans la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2).

2.1.4. *La diminution de fin de cycle*

La phytomasse des racines diminue à nouveau d'une quantité de 2 à 4 t/ha en l'espace d'un mois pour la savane arbustive (S2) et pour la savane arborée (S3), tandis que cette phase n'apparaît pas pour la savane herbeuse (S1).

2.2. Les variations saisonnières de la répartition des racines en fonction de la profondeur

A Nazinga, comme dans la plupart des milieux herbacés, la masse des racines est plus importante en surface que dans les horizons plus profonds et ceci reste vrai tout au long de l'année (Fig .1).

Par ailleurs les variations saisonnières de la phytomasse s'amortissent avec la profondeur, les courbes d'évolution des horizons - 20 à - 30 cm présentent moins d'irrégularité en valeur absolue que celles des couches 0 à 10 cm. Ce phénomène est plus ou moins marqué selon les sites et les périodes. Le maximum de mars résulte ainsi d'une augmentation de la phytomasse affectant toutes les couches dans la savane arborée (S3) mais seulement les deux couches superficielles dans les deux autres sites (S1 et S2). C'est à une diminution de la masse des racines dans la seule couche superficielle (0 à 10 cm) qu'est dû le palier observé au cours de la phase d'augmentation décrite au paragraphe 2.1.3.

3. *LA PRODUCTION PRIMAIRE*

3.1. La production primaire annuelle aérienne

Les valeurs de la production primaire aérienne de l'année 1985 s'échelonnent entre un peu plus de 3 t/ha et un peu moins de 8 t/ha.

La production la plus élevée est celle de la formation à annuelles sur cuirasse (S6) avec 7,66 t/ha.

Viennent ensuite la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) avec 4,80 t/ha puis la savane boisée à *I. doka* (S5) avec 5,34 t/ha.

La savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) atteint 3,83 t/ha tandis que la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2) et la savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga* (S4) ne produisent respectivement que 3,51 et 3,12 t/ha.

3.2. La production primaire annuelle souterraine

Les valeurs obtenues pour la production primaire souterraine sont plus élevées que celles des parties aériennes puisqu'elles dépassent toutes 7,5 t/ha

La production la plus forte se rencontre dans la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpa* (S3) avec 9,41 t/ha. Les deux autres sites présentent des valeurs plus faibles : 9,07 t/ha pour la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) et 7,80 t/ha pour la savane arbustive claire à *G. eurbescens* et *T. laxiflora* (S2)

3.3. La production primaire annuelle totale

Si les valeurs de production obtenues pour les parties aériennes et les parties souterraines sont sommées pour évaluer la production totale, les valeurs de 14,21 t/ha, 13,33 t/ha et 11,3 t/ha sont respectivement obtenues pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3), la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) et la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2). Le classement par ordre d'importance de la production, que l'on considère la part des organes aériens, celle des racines ou l'ensemble, reste donc le même pour ces trois sites.

3.4. La répartition mensuelle de la production primaire

La figure 3 présente la répartition mensuelle de la production aérienne pour tous les sites et de la production souterraine pour les sites 1, 2 et 3.

Il apparaît que la production aérienne n'est appréciable (plus de 0,10 t/ha) que pendant 4 à 7 mois selon les sites, entre avril et octobre.

Dans l'ensemble c'est à partir de juin que l'activité de production aérienne des savanes commence effectivement, elle se poursuit ensuite régulièrement jusqu'en octobre. Le premier site à produire de la phytomasse aérienne est la savane boisée à *I. doka* et *A. dudgeoni* (S5), son activité s'étale sur sept mois, d'avril à octobre. Les sites 1 et 2 (savane herbeuse à *A. ascinodis* et savane arbustive claire à *G. erubescens*) produisent de manière appréciable pendant cinq mois, de juin à octobre. Pour les trois autres sites, l'activité n'est importante que durant quatre mois : de juillet à octobre pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) et pour la formation à annuelles sur cuirasse (S6), et de juin à septembre pour la savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga* (S4)

La production aérienne maximale coïncide avec la floraison ou la précède immédiatement. La forte production postérieure à la floraison qui apparaît sur l'histogramme de la savane sur cuirasse (S6) n'est qu'un artefact dû à l'intervalle de coupe un peu long pour cette formation à annuelles à évolution rapide. La coupe de septembre a en effet été effectuée un peu avant le développement maximal de la strate herbacée et la production correspondant à la fin de la floraison a donc été comptée avec celle du mois suivant.

Au total, la longueur de la période de production aérienne est pratiquement la même que celle de la saison des pluies

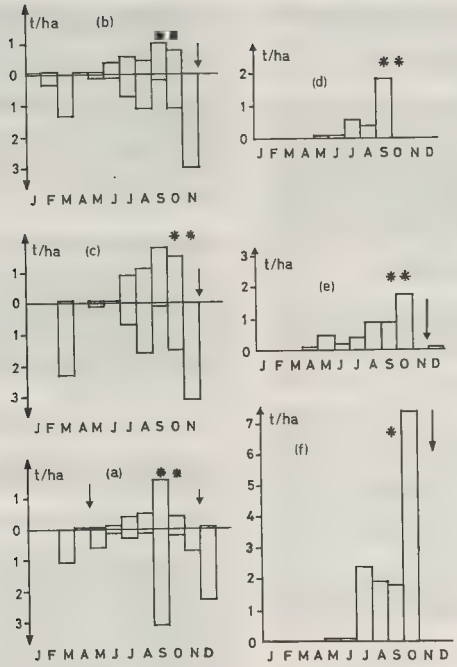


FIG. 3. — Répartition mensuelle de la production primaire dans six sites de savane de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985

a), b) et c) : parties aériennes et souterranes

a) Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis*et *Schizachyrium sanguineum* (site n°1)

b) Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* (site n°2).

c) Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* (site n°3)

d), e) et f) : parties aériennes seulement

d) Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (site n°4).

e) Savane boisée à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni* (site n°5).

f) Savane à annuelles sur bowal (site n°6).

LEGENDE : Flèche : passage du feu. — Étoiles : période de floraison-fructification des Graminées pérennes.

mais l'accumulation de phytomasse commence un mois plus tard

La production souterraine est moins régulièrement répartie que la production aérienne et se déroule pendant 5 à 9 mois selon les sites (Fig. 3 a, b, c). C'est la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) qui a la période d'activité la plus courte et la production la plus élevée. La savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) atteint presque la même valeur de production mais son activité se répartit sur 9 mois tandis que la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* produit pendant 7 mois.

Il existe une période d'activité précoce, en mars, bien avant la production aérienne ne soit appréciable. Les productions aérienne et souterraine s'équilibrent ensuite plus ou moins pendant la saison des pluies et un regain d'activité de saison sèche se manifeste en novembre ou décembre, après la floraison-fructification. L'histogramme de production de la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) laisse penser que la production souterraine s'y est faite après le passage du feu, époque où il ne subsiste pas le moindre organe vert (Fig. 3 a). Il ne s'agit là bien entendu que d'un artefact dû à l'espacement entre les récoltes. Le relevé de novembre a eu lieu le 21 et l'accumulation de phytomasse qui s'est faite entre cette date et le passage du feu (vers le 8 décembre) n'a été prise en compte que dans le relevé du 19 décembre.

Au total la production des racines, très élevée, a donc lieu sur une période plus étendue et de façon moins régulière que celle des parties aériennes.

IV — DISCUSSION

Il est intéressant de pouvoir comparer les potentialités des divers milieux et leurs modes de fonctionnement, mais les données précises de production primaire, fondées sur des études de cycles de phytomasse, sont très rares. A défaut de telles données, les valeurs de la phytomasse maximale, plus accessibles, sont souvent utilisées comme estimations de la production primaire.

La première partie de la discussion va porter sur des données relativement nombreuses concernant les phytomasses maximales. Les facteurs qui, de manière générale, affectent leur valeur vont être passés en revue et les données de Nazinga vont être replacées dans le contexte des régions guinéennes et soudaniennes.

La seconde partie de la discussion va être consacrée aux données peu nombreuses relatives à la production primaire elle-même. La valeur globale de la production primaire à Nazinga et ses variations saisonnières sont comparées à celles d'autres sites.

La discussion s'appuiera essentiellement sur quelques localités pour lesquelles la collecte des données a été faite selon des méthodes très semblables à celles utilisées à Nazinga, ce qui permet une comparaison sur des bases solides. Il s'agit essentiellement de Lamto en zone guinéenne et de Ouango-Fitini en zone soudanienne de Côte-d'Ivoire Les principales caractéristiques de ces localités fréquemment citées dans le texte sont brièvement présentées dans le tableau II.

1. *LES VALEURS DE LA PHYTOMASSE MAXIMALE*

1.1. Remarques générales

La situation observée à un moment donné résulte de l'interaction, sur des périodes plus ou moins longues, de divers facteurs avec la végétation. La phytomasse maximale atteinte est influencée par les conditions climatiques générales de la zone et en particulier par celles de l'année considérée, mais aussi par la nature des sols, par l'importance du couvert ligneux et, dans une certaine mesure, par la composition floristique de la communauté. L'influence du feu est un peu de même nature que celle du climat dans la mesure où son passage, absolument constant dans les savanes, semble une des conditions de leur maintien sous leur forme actuelle. Pour les écosystèmes de savane c'est bien plutôt l'absence de feu qui constitue un cas exceptionnel et si elle persiste sur de longues périodes elle conduit, d'après les quelques résultats connus, à une transformation du milieu et en particulier de l'équilibre entre végétaux ligneux et herbacés. Le feu doit donc être considéré comme intimement lié à la végétation de savane (SANFORD, 1982 a et b ; MC NAUGHTON, 1985 ; MENAUT *et al.*, 1985) et seule l'influence de la date de son passage sera discutée ici.

TABLEAU II

Principales caractéristiques des localités citées dans le texte

Zone phyto-géographique	Localité	Substrat géologique	Pluviosité annuelle moyenne	Type de climat	Longueur de la saison sèche
guinéenne	Lamto (5°02'W, 6°13'N)	granite	1218	guinéen	4 ou 5 mois
soudano-guinéenne	Mankono (7°11'W, 8°4'N)	granite	1255	transition	5 ou 6 mois
	Ouango-Fitini (4°01'W, 9°35'N)	schiste	1050	soudanais	6 mois
soudanienne	Nazinga (1°36'W, 11°9'N)	granite	995	soudanais	7 mois

Il est évident que, globalement, les phytomasses maximales atteintes en climat humide sont supérieures à celles des climats plus secs. Ce fait peut être illustré par la comparaison de valeurs obtenues en zone guinéenne à Lamto et en zone soudanienne à Ouango-Fitini et Nazinga pendant les années 1982 à 1985 (tab. III). Toutefois, comme l'ont montré CESAR (1981) et plusieurs autres auteurs dont MILLIGAN et SULE (1982), c'est la répartition des précipitations au cours de l'année plus que leur total absolu qui importe en un site donné. En zone guinéenne à quatre saisons, c'est l'intensité de la petite saison sèche et l'abondance des pluies pendant la seconde saison pluvieuse qui déterminent l'importance de la phytomasse maximale (CESAR, 1981). L'exemple des années 1980 à 1983 à Lamto peut être proposé comme illustration de cette assertion (Fig. 4). Dans une savane herbeuse à *Loudetia simplex* la phytomasse maximale de l'année 1982 a été supérieure à celle de 1980 malgré un total pluviométrique plus faible, parce que la petite saison sèche a été moins rigoureuse. L'année 1983, qui présentait à la fois un total bas, une petite saison sèche très marquée et une seconde saison des pluies peu arrosée, n'a permis la production que d'une phytomasse faible. En zone soudanienne, c'est essentiellement la longueur de la saison humide et la précocité des premières pluies qui sont déterminantes. Comparant les valeurs obtenues lors des années 1978 et 1979 dans les mêmes savanes de quatre localités du nord de la Côte d'Ivoire, CESAR (1981) constate qu'une avance des pluies de respectivement 20 jours, 30 jours, 30 jours et 50 jours en 1979 conduit pour les phytomasses maximales à un rapport de 1,04 de 1,16, de 1,22 et de 1,43 avec les valeurs de 1980. L'influence des conditions climatiques est ainsi tout à fait déterminante : elle est même assez grande pour conduire dans certains cas à des variations allant du simple au double dans un même site (CESAR et MENAUT, 1974).

L'importance de la position topographique n'est pas moindre car c'est d'elle que dépendent pour une large part le régime hydrique et la nature des sols (voir par exemple l'étude de POSS et VALENTIN, 1983 et celle de MILLIGAN et SULE, 1982). En règle générale les fortes phytomasses herbacées se rencontrent dans les bas-fonds humides (Tab. III) et les plus faibles sur les sols minces des plateaux cuirassés, aussi bien en région guinéenne qu'en région soudanienne. Pour des exemples concernant les localités de Lamto et de Ouango-Fitini le lecteur peut se reporter à CESAR et MENAUT (1974) et à FOURNIER *et al.* (1982). Par ailleurs les phytomasses sont évidemment plus élevées sur sols chimiquement riches que sur sols pauvres et sur sols à forte teneur en éléments fins que sur sols à fractions grossières importantes (CESAR, 1982). Il faut toutefois noter que la teneur en matière organique des sols est elle-même liée au climat (JONES, 1973 ; KADEBA, 1978 et 1982) et au type de végétation présente.

Un troisième facteur se joint aux précédents pour limiter la phytomasse herbacée, il s'agit de l'influence dépressive du couvert ligneux. Ce phénomène est bien connu et de nombreux exemples peuvent le mettre en évidence (voir la liste de travaux cités par BARNES, 1982). Il a été vérifié dans les sites de Lamto (CESAR, 1971), Ouango-Fitini (FOURNIER *et al.*, 1982) et Nazinga (OUEDRAOGO, 1985). Ainsi, les valeurs des phytomasses maximales mesurées le long d'une

TABLEAU III

Influence du climat sur la phytomasse maximale :

comparaison de quelques exemples de la zone guinéenne et de la zone soudanienne

LIEU	DATE	FORMATION VEGETALE	PHYTOMASSE maximale t/ha (poids de matière sèche)
Lamto (5°02'W 6°13'N)	23.XI.1983	Savane herbeuse de plateau à *Loudetia simplex*	6.14 ± 0,35
Zone guinéenne	09.XI.1983	Savane arbustive à Andropogonées	7,93 ± 1,33
	14.XI.1983	Savane arborée de bas-fond à *Andropogon macrophyllus*	14,01 ± 3,31
Ouango-Fitini (4°01'W 9°35'N)	24.X.1982	Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*	3,54 ± 0,71
Zone soudanienne	22.X.1982	Savane arbustive	5,08 ± 1,12
	01.XI.1982	Savane boisée de bas-fond à *Andropogon macrophyllus*	8,63 ± 1,72
Nazinga (1°36'W 11°09'N)	21.X.1985	Savane herbeuse de plateau à *A. ascinodis* et *S. sanguineum*	3,22 ± 0,82
	20.X.1985	Savane arbustive claire de haut de pente	3,45 ± 0,62
Zone soudanienne	04.XI.1984	Savane boisée de bas-fond à *Andropogon tectorum* et *Cymbopogon giganteus*	9,36 ± 2,32

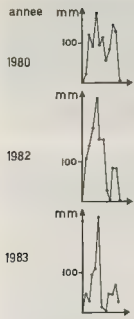


FIG. 4. — Influence de la répartition des pluies sur la phytomasse aérienne maximale, exemple d'une savane à *Loudetia simplex* de bas de pente à Lamto (zone guinéenne)

toposéquence à Nazinga peuvent-elles être regroupées en deux classes : moins de 4 t/ha pour un couvert supérieur à 28 % et environ 5t/ha pour un couvert plus clair (tab. IV) Dans certains cas toutefois il semble que la situation la plus favorable soit un couvert clair qui, sans limiter trop la lumière, protège la strate herbacée d'un échauffement excessif préjudiciable à la photosynthèse (SANFORD, 1982 b). Les mécanismes de la coexistence entre arbres et herbes dans des savanes naturelles font actuellement l'objet de toute une série de recherches. Un modèle théorique explicatif a été conçu par WALTER (1971) puis formulé de manière mathématique par WALKER et NOY-MEIR (1982). La confrontation à des données de terrain en a récemment confirmé la validité (KNOOP et WALKER, 1985). Ce modèle se fonde sur la subdivision du sol en deux couches différemment exploitées par les herbes et les arbres pour leur alimentation hydrique. Les premières utiliseraient préférentiellement la couche superficielle tandis que les seconds puiseraient essentiellement dans la couche profonde. Dans la mesure où il prend en compte une bonne partie des facteurs énumérés précédemment, ce modèle constitue un bon outil de prévision des phytomasses maximales en un point donné.

Par ailleurs il faut dire un mot de l'importance de la composition spécifique de la strate herbacée. Bien que, pour une composition floristique donnée, les valeurs de la phytomasse puissent largement varier sous l'effet des facteurs énumérés ci-dessus, il n'en reste pas moins que la localisation des espèces est fondamentalement liée aux conditions du milieu et que les potentialités productives ne sont pas les mêmes pour tous les taxons. Il va de soi qu'une liste floristi-

TABLEAU IV

Influence dépressive du couvert ligneux sur la phytomasse maximale. exemple d'une toposéquence à Nazinga en zone soudanienne (d'après OUEDRAOGO, 1985)

Situation topographique et formation végétale	Couvert ligneux (tous ligneux)	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)
Savane arbustive à *Combretum collinum* haut de pente.	15 %	5,31 ± 1,24
Savane arbustive à *Combretum collinum* haut de pente.	17 %	4,89 ± 2,04
Savane boisée à *Terminalia avicennioides*	27 %	4,91 ± 1,06
Savane arbustive à *Pteleopsis suberosa* et *Detarium microcarpum* bas de pente	32 %	3,72 ± 1,11
Savane boisées à *Pteleopsis suberosa* bas de pente	28 %	3,97 ± 1,16
Savane boisée à *Combretum collinum* et *Detarium microcarpum* bas de pente	39 %	3,73 ± 1,73
Savane boisée à *Pteleopsis suberosa* plateau	47 %	3,30 ± 1,50

que peut donner certaines indications quant à la phytomasse maximale prévisible. Une liste d'espèce de bas-fond, par exemple, va permettre de prédire une phytomasse potentielle élevée. Dans cette mesure, il est juste de dire que floristique et phytomasses maximales sont liées entre elles.

L'effet de la date de passage du feu de brousse sur la phytomasse maximale herbacée n'a fait l'objet que d'un petit nombre d'expérimentations dont les conclusions paraissent à première vue contradictoires. Dans certains cas ce sont les feux tardifs qui permettent la mise en place de la phytomasse la plus élevée (AFOLAYAN, 1978 ; OLA-ADAMS et ADEGBOLA, 1982 ; SANFORD, 1982 b) dans d'autres cas les feux précoces paraissent au contraire plus favorables (BROOKMAN-AMISSAH *et al.*, 1980), et certains autres résultats ne permettent pas de dégager une conclusion claire (ISICHEI, 1979 cité par SANFORD, 1982 b). SANFORD (1982 b) suggère que les différences d'effet de la date de passage du feu seraient dûes à des différences climatiques. Le passage du feu est presque toujours suivi d'une poussée de croissance intense, or dans les régions à saison sèche longue et rigoureuse cette repousse ne survit pas lorsque le feu est trop précoce. Dans les régions climatiquement plus humide au contraire, les repousses après un feu précoce sont capables de survivre à la saison sèche et l'effet du feu précoce n'est donc pas nécessairement mauvais. Cette explication semble cohérente et satisfaisante mais il paraît encore nécessaire de la mette à l'épreuve en la confrontant aux résultats d'autres expérimentations menées principalement dans les régions sèches.

Au total la phytomasse herbacée maximale atteinte à un moment donné et en un point donné est conditionnée par toute une série de facteurs en interaction. Que l'accent soit mis sur les facteurs climatiques et les sols (DE LEEUW,

TABLEAU V

Phytomasse herbacée obtenue à Nazinga en 1984 et 1985, relation avec le couvert ligneux

Date	Formation végétale	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)	Recouvrement ligneux (tous ligneux)
3 nov. 1984	Bas-fond herbeux à *Andropogon gayanus*	12.22 ± 4,66	0 %
4 nov. 1984	Bas-fond boisé à *Andropogon tectorum* et *Cymbopogon giganteus*	9,26 ± 2,32	70 %
2 nov. 1984	*Savane claire sur butte cuirassée à Hyparrhenia subplumosa*	2,00 ± 0,78	5 %
5 nov. 1984	Savane boisée à *Isoberlinia doka*	2,58 ± 0,50	50 %
31 oct. 1984 20 oct. 1985	Savane arbustive claire de haut de pente à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora* (site n°2)	3,38 ± 0,91 3,45 ± 0,62	5 %
1 nov. 1984 19 oct. 1985	Savane arborée de milieu de pente à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* (site n°2)	3,65 ± 0,71 4,78 ± 2,22	20 %
3 nov. 1984 21 sept. 1985	Savane boisée de haut de pente à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (site n°4)	4,22 ± 0,78 3,20 ± 1,76	30 %
21 oct. 1985	Savane herbeuse de plateau à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* (site n°1)	3,22 ± 0,82	3 %
23 oct. 1985	Savane boisée de mi-pente à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni* (site n°5)	5,15 ± 1,42	40 %
22 oct. 1985	Savane herbeuse d'annuelles sur plateau cuirassé à *Loudetiopsis kerstingii* et *Andropogon fastigiatus* (site n°6)	7,65 ± 1,24	0 %
4 nov. 1984	Savane herbeuse d'annuelles sur cuirasse à *Loudetia* sp. et *Andropogon pseudapricus*	2,51 ± 0,89	0 %

1978 ; CESAR et HAVET, 1982) ou sur la compétition entre composés ligneux et herbacés (voir ci-dessus), les auteurs s'orientent actuellement pour les savanes vers l'élaboration de modèles prédictifs fondés essentiellement sur l'alimentation hydrique. Des tentatives commencent également à être faites pour simuler la production primaire elle-même (PRADO, 1984).

1.2. Les valeurs de phytomasse maximale obtenues à Nazinga en 1984 et 1985

Les phytomasses maximales atteintes à Nazinga en 1984 et 1985 dans divers milieux sont présentées dans le tableau V. Globalement les valeurs se révèlent plus faibles que celles des zones guinéennes (comparer avec le tableau III et la figure 4), ce qui est conforme aux remarques générales précédentes. La confrontation avec les données disponibles pour la zone soudanienne, et concernant en particulier sa bande méridionale dans le nord de la Côte d'Ivoire (Tab. III et IV), mettent également en évidence certaines différences. Il semble que les phytomasses du Ranch de Nazinga soient du même ordre de grandeur que celles des localités situées, comme lui, sur granites (CESAR, 1981), mais légèrement inférieures à celles des localités situées sur schistes (FOURNIER, 1982 b ; FOURNIER *et al*., 1982 ; tableaux III et IV). Ce résultat est logique, lui aussi, puisque les sols issus de schistes sont plus argileux que ceux issus de granites et qu'il existe, dans ces régions, une liaison positive entre la teneur en argile et la fertilité chimique (voir les études de KADEBA, 1978, et de CESAR et HAVET, 1982). Compte tenu de l'importance des variations interannuelles et du petit nombre d'années d'observation de chacun des sites, la validité de cette différence mériterait toutefois d'être confirmée par des mesures supplémentaires.

A Nazinga les valeurs les plus élevées sont rencontrées dans les bas-fonds, comme il est habituel dans ces zones. Le plateau cuirassé du site n°6 surprend toutefois avec sa forte phytomasse. Les cuirasses sont généralement considérées comme des milieux peu productifs et, de fait, les phytomasses y sont souvent faibles (Tab. VI). Il arrive cependant que certains faciès sur sols minces mais riches ou relativement profonds (plus de 20 cm) puissent atteindre des valeurs élevées. Ce phénomène n'est pas exceptionnel et une forte phytomasse avait déjà été mesurée dans un faciès à *Loudetia arundinacea* de Ouango-Fitini (Tab. VI). Le tableau VII permet de vérifier que le faciès à *Loudetiopsis kerstingii* de Nazinga correspond effectivement à un sol relativement riche.

Au total, les données réunies à Nazinga concordent bien avec ce que l'on sait déjà des phytomasses maximales des zones soudaniennes et des facteurs qui les influencent. L'importance des phytomasses sur certains faciès de cuirasse, rarement signalée, mérite toutefois d'être soulignée.

1.2. Les phytomasses souterraines et leur rapport avec les phytomasses aériennes

Du fait de la difficulté de leur étude et du petit nombre de données disponibles, il est plus difficile de dégager des règles générales au sujet des racines qu'au sujet des parties aériennes. Un certain nombre de points sont cependant acquis et ont été vérifiés dans les savanes d'Afrique de l'Ouest. Le premier est que la masse des racines et généralement très supérieure à celle des organes aériens et qu'elle décroît rapidement avec la profondeur. Une autre caractéristique bien connue du système racinaire est une très grande plasticité qui constitue d'ailleurs une des causes de la difficulté de son étude. La phytomasse souterrainne est en effet capable de variations très rapides et de grande amplitude (voir CESAR 1971, 1984 ; FOURNIER, 1982 b et ABBADIE, 1983). Cette variabilité du système racinaire conduit à l'impossibilité d'en décrire l'évolution annuelle par un schéma simple et général et de se référer à un point de repère unique comme on le fait pour les parties aériennes avec la phytomasse maximale. Dès lors les comparaisons entre sites sont difficiles si l'on ne dispose pas du cycle complet. Ceci étant, les facteurs climatiques, topographiques, pédologiques, chimiques et floristiques énumérés au sujet des parties aériennes influent vraisemblablement tout autant sur les racines, bien que de

TABLEAU VI

Valeurs de phytomasses maximales comparées de différents faciès de cuirasse et de savanes sur sols non cuirassés en zone soudanienne

Localité et date	Formation végétale	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)
OUANGO-FITINI	Savanes sur cuirasse	
23.X.1982	Faciès à *Elymandra* sp.	2,54
	Faciès à *Loudetiopsis kerstingii*	2,93 ± 0,58
25.X.1982	*Faciès à Loudetiopsis kerstingii*	2,93 ± 1,47
25.X.1982	*Faciès à Diheteropogon hagerupii*	4,63 ± 0,52
25.X.1982	Faciès à *Loudetia arundinacea* sur sol épais (30 cm)	7,76 ± 1,34
OUANGO-FITINI	Savanes sur sols non cuirassés	
22.X.1982	Savane arbustive à *Detarium microcarpum*	5,08 ± 1,12
26.X.1982	Forêt claire à *Isoberlinia doka*	3,55 ± 0,16
30.X.1982	Bord de la Mare de Dalandjougou à *Vetiveria nigritana* et *Setaria anceps*	6,93 ± 0,92

TABLEAU VII

Caractéristiques physicochimiques des sols des sites d'étude à Nazinga (1985)

Site	Profondeur en cm	Argile % (2 µ)	Limon grossier % (20-50 µ)	Sable fin % (50-250 µ)	Sable grossier % (250-2000 µ)	Matière organique %	C total %	N total %
1								
Savane herbeuse à	0 à 10 cm	14,5	29,3	30,7	25,5	1,80	1,04	0,10
A. ascinodis et	10 à 20 cm	14,8	34,4	30,9	19,9	2,56	1,48	0,09
S. sanguineum	20 à 30 cm	21,8	29,2	27,4	21,6	1,85	1,07	0,07
2								
Savane arbust. claire	0 à 10 cm	8,0	21,6	25,3	45,1	1,63	0,95	0,05
à *G. erubescens* et	10 à 20 cm	10,5	19,7	22,0	47,8	0,94	0,55	0,04
T. laxiflora	20 à 30 cm	12,3	23,7	17,0	47,0	1,29	0,75	0,03
3								
Savane arborée à	0 à 10 cm	20,8	27,6	35,0	16,6	1,10	0,64	0,05
T. laxiflora et	10 à 20 cm	17,5	28,1	40,3	14,1	0,94	0,55	0,06
D. microcarpum	20 à 30 cm	24,5	23,7	34,1	17,7	1,72	1,00	0,06
4								
Savane boisée à	0 à 10 cm	9,3	27,1	27,5	36,1	1,53	0,90	0,05
R. laxiflora et	10 à 20 cm	11,0	25,9	26,2	36,9	0,79	0,46	0,03
C. febrifuga								
5								
Savane boisée à	0 à 10 cm	13,0	30,3	25,0	31,7	2,07	1,20	0,06
I. doka et	10 à 20 cm	16,0	26.1	24,2	33,7	0,83	0,48	0,03
A. dudgeoni								
6								
Savane à annuelles sur bowal	0 à 10 cm	23,3	48,1	16,9	11,7	3,60	2,09	0,12

manière probablement différente. Les deux types de comparaisons possibles dans l'état actuel de nos connaissances et à partir des données disponibles sont celle de la masse totale des racines et celle du rapport entre la masse des parties aériennes et des racines

Conformément à l'une des règles énoncées précédemment, la phytomasse souterraine dépasse largement celle de la partie aérienne à Nazinga. Les valeurs varient de 3,18 à 10,09 t/ha selon les sites et les saisons. Cet ordre de grandeur est un peu inférieur à celui de deux parcelles suivies pendant l'année 1980 à Ouango-Fitini où les valeurs avaient varié entre 5,12 et 19,26 t/ha (FOURNIER, 1982 b). D'autres données plus ponctuelles réunies dans le nord de la Côte d'Ivoire entre 1979 et 1983, sont proches des précédentes et témoignent de la valeur générale des chiffres obtenus en ce qui concerne les régions soudaniennes (Tab. VIII). En région guinéenne les valeurs paraissent plus élevées et se situent entre 10 et 20 t/ha (CESAR, 1971).

Pour comparer l'importance relative des parties aériennes et souterraines dans quelques milieux de savane en Afrique de l'Ouest, le rapport entre la masse moyenne de la partie aérienne et la masse moyenne des racines a été calculé. Une quinzaine de valeurs ont ainsi été obtenues, dont la moitié concerne les régions soudanaises et l'autre moitié la zone guinéenne dans les quelques sites où un suivi régulier des phytomasses a été effectué pendant au moins un an (Tab. IX). L'examen de la dernière colone du tableau révèle que les racines représentent en moyenne 60 à 85 % de la phytomasse. Dans les savanes préforestières de la zone guinéenne (Lamto) la part des racines apparaît plus grande pour les faciès herbeux (80 %) que pour les faciès à couvert ligneux plus dense (65 à 70 %). Cette tendance ne se manifeste pas nettement en zone soudanienne où les coefficients sont à peu près semblables pour tous les types de savane et équivalent à ceux des savanes herbeuses de Lamto. Il semble ainsi que plus un site est exposé à des variations brutales et importantes d'humidité à cause du climat ou à cause de l'absence de couverture ligneuse, plus la partie souterraine des herbes y prend de l'importance par rapport au reste. Ce résultat paraît logique dans la mesure où l'efficacité de l'approvisionnement en eau dépend largement de l'importance du système racinaire de la plante.

TABLEAU VIII

Quelques valeurs ponctuelles de phytomasse souterraine en zone soudanienne

Date	Site		Phytomasse des racines t/ha (poids de matière sèche)
	Parc de la Comoé (nord de la Côte-d'Ivoire)		
4.I.1983	Mare de Dalandjougou : — Formation herbeuse à *Vetiveria nigritana* et *Setaria anceps* en bord de mare	0 à -30 cm	3,48 ± 0,87
	Ouango - Fitini		
3.I.1983	— Formation à *Loudetiopsis kerstingii* sur cuirasse	0 à -20 cm	5,34 ± 1,44
24.X.1982	— Savane herbeuse de plateau à *L. simplex*	0 à -30 cm	5,39 ± 1,74
31.XII.1982	— Savane herbeuse de plateau à *L. simplex*	0 à -30 cm	10,98 ± 1,90
22.X.1982	— Savane arbustive à *Detarium microcarpum*	0 à -30 cm	7,89 ± 1,89
30.I.1983	— Savane arbustive à *Detarium microcarpum*	0 à -30 cm	12,00 ± 2,44
Fin de cycle végétatif 1979	Mankono* (près de Seguéla Côte-d'Ivoire, sud de la zone soudanienne)		
	Savane herbeuse à *Daniellia oliveri*	0 à -40 cm	13,70

* d'après CESAR (1984)

TABLEAU IX

Rapport de la phytomasse aérienne moyenne annuelle à la phytomasse souterraine moyenne annuelle dans diverses savanes des zones préforestières, soudano-guinéenne et soudanienne en Afrique de l'Ouest

Zone	Localité année de mesure	Auteur	Formation	Rapport aérien/souterrain quotient	% parties souterraines
domaine guinéen	LAMTO 1969 Côte-d'Ivoire	CESAR (1971)	Savanes herbeuses	0,22	82 %
				0,23	81 %
				0,39	72 %
			Savanes arbustives arborées ou boisées	0,51	66 %
				0,43	70 %
				0,40	71 %
				0,44	69 %
		ABBADIE (1983)	Savane herbeuse	0,36	75 %
			Savane arbustive	0,91	52 %
domaine soudanais	OUANGO-FITINI 1980 Côte-d'Ivoire	FOURNIER (1982)	Savane herbeuse	0,26	79 %
			Savane arbustive	0,27	79 %
	NAZINGA 1985 Burkina Faso	FOURNIER (présent travail)	Savane herbeuse	0,22	82 %
			Savane arbustive et arborée	0,23	81 %
				0,27	79 %

Légende : Rapport aerien/souterrain . La première colonne donne le rapport et la deuxième la proportion des racines dans le total

TABLEAU X

Valeurs de la production primaire annuelle de divers sites de savane brûlée enzones guinéenne, soudano-guinéenne et soudanienne

Site		Année	Production aérienne t/ha	Production souterraine t/ha	Production totale t/ha	Rapport, prod. aérien./souter	Phytomasse maximale t/ha	Rapport, prod. aérienne /phytomasse maximale
LAMTO								
— site 1	1	1969	8,30	24,25	32,55	0,34	6,94	1,20
— site 2	2		9,20	41,82 (2)	51,02	0,22	7,01	1,31
— site 3	3		15,40 (1)	25,20	40,60	0,61	9,88	1,56
— site 4	4		14,90	31,32	46,22	0,47	11,11	1,34
— site 5	5		12,80	19,64	32,44	0,65	6,96	1,84
— site 6	6		16,10	16,82	32,92	0,96	8,30	1,94
— site 7	7		14,50	12,65	27,15	1,15	6,89	2,10
LAMTO								
— site 1	8	1981	9,31	14,75	24,06	0,63	6,98	1,33
— site 2	9		13,65(3)	14,42(3)	28,07	0,95	9,82	1,39
OUANGO-FITINI								
— site 1	10	1980	6,41	14,39	20,80	0,45	5,80	1,10
— site 2	11		5,02(4)	14,80	19,82	0,34	4,98	1,01
NAZINGA								
— site 1	12	1985	3,83	9,07	12,90	0,47	3,22	1,19
— site 2	13		3,51 (5)	7,80	11,31	0,45	3,45	1,02
— site 3	14		4,80	9,41	14,21	0,62	4,78	1,00
— site 4	15		3,12	non			3,20	1,00
— site 5	16		5,34	mesurée	—	—	5,15	1,04
— site 6	17		7,66				7,65	1,00

(1) d'après MENAUT et CESAR (1982) dans l'ordre :

1 — savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
2 — savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*
3 — savane herbeuse à Andropogonées
4 — savane arbustive de transition à Andropogonées
5 — savane arbustive à Andropogonées, zone ouverte
6 — savane arbustive à Andropogonées, zone dense
7 — savane boisée à Andropogonées

(2) calculé d'après les données de CESAR (1971)

(3) d'après ABBADIE (1983) dans l'ordre :

8 — savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
9 — savane arbustive de transition à Andropogonees

(4) d'après FOURNIER et LAMOTTE (1983) dans l'ordre :

10 — savane arbustive à *Detarium microcarpum*
11 — savane herbeuse à *Loudetia simplex* et *Andropogon ascinodis*

(5) sites décrits dans le texte, dans l'ordre :

12 — savane herbeuse de plateau à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*
13 — savane arbustive claire de haut de pente à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*
14 — savane arborée de mi-pente à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum*
15 — savane boisée de haute de pente à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*
16 — savane boisée de mi-pente à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni*
17 — Savane à annuelles sur bowal

2. *LE CYCLE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE*

Le cycle de la population primaire à Naxinga a été présenté dans la première partie du texte avec l'analyse de l'évolution des phytomasses et de la répartition mensuelle de la production. La comparaison des valeurs de la production primaire dans plusieurs sites d'Afrique de l'Ouest va maintenant permettre une appréciation des variations qui existent le long d'un gradient climatique. L'examen du rapport entre la phytomasse maximale et la production primaire aériennes donnera ensuite une idée de l'imprécision des estimations faites à partir de la phytomasse maximale. Enfin, l'étude de la variation saisonnière de la production dans les diverses stations fournira le moyen de caractériser le mode de fonctionnement de la strate herbacée des savanes le long du gradient.

2.1. Les valeurs de la production primaire

L'examen des valeurs de la production primaire de Lamto, en zone guinéenne, et de Ouango-Fitini et de Naxinga en zone soudanienne, permet de dégager quelques généralités (Tab. X). Tout d'abord la production est plus faible en zone soudanienne qu'en zone guinéenne. Si l'on considère le total de la production (aérien + souterrain), les valeurs sont comprises entre 24 et 42 t/ha en zone guinéenne et entre 11 et 21 t/ha en zone soudanienne. Les deux localités de la région soudanienne se différencient toutefois l'une de l'autre car Ouango-Fitini présente des valeurs nettement supérieures à celles de Naxinga (19 à 21 t/ha contre 11 à 14 t/ha) pour l'année d'étude. Les productions aériennes, qui varient de 8 à 16 t/ha à Lamto, ne sont plus que de 3 à 7 t/ha en zone soudanienne et les productions souterraines, comprises entre 14 et 27 t/ha à Lamto, valent 8 à 14 t/ha en zone soudanienne. Le rapport des productions totales est ainsi de 1,7 entre Lamto et Ouango-Fitini et de 2,5 entre Lamto et Naxinga tandis que le même calcul effectué sur les productions aériennes donne des valeurs de 2 et 3, ce qui signifie que la diminution de la production primaire le long du gradient climatique affecte plus fortement les parties aériennes que les racines. La part de la production aérienne apparaît donc comme plus faible et moins variable en zone soudanaise (environ 30 % du total) qu'en zone guinéenne (25 à 50 % avec une moyenne de 39 %) : la constante priorité donnée aux racines semble donc être un trait distinctif de la région soudanienne.

Sur la base des données de phytomasse et de production précédentes, une valeur d'environ 85 % peut être avancée pour le renouvellement des racines (calculée comme le rapport de la phytomasse à la production) au cours d'un cycle de croissance à Naxinga. Le taux de renouvellement est le même à Ouango-Fitini (87 %) mais il se révèle plus variable à Lamto où ses valeurs s'échelonnent entre 77 et 96 % selon les sites.

2.2. Le rapport entre production primaire et phytomasse maximale

La phytomasse maximale est souvent utilisée comme mesure de la production primaire mais elle n'en représente qu'une estimation par défaut car toute une partie de la matière produite a déjà disparu avant l'obtention du maximum et n'est pas prise en compte. La sous-estimation est d'autant plus importante que le renouvellement de la matière végétale est plus rapide et que la saison de croissance est plus longue. C'est ainsi que le rapport entre production primaire et phytomasse maximale varie entre 1,30 et 2,10 à Lamto où la production s'étale sur 9 à 11 mois et seulement entre 1,00 et 1,20 en zone soudanienne où la production se fait sur 4 à 9 mois. La mesure de la phytomasse maximale semble donc constituer une approximation presque satisfaisante en zone soudanienne mais très inexacte en zone guinéenne.

L'étude détaillée de la dynamique de renouvellement des feuilles de Graminées à Lamto et Ouango-Fitini (FOURNIER, 1983 a et b, 1984) permet toutefois de penser que même les calculs fondés sur la somme des accroissements conduisent à sous-estimer le renouvellement de la matière végétale et donc la valeur de la production aérienne (FOURNIER et LAMOTTE, 1983). Les études actuellement en cours à Naxinga devraient permettre d'éclaircir ce point.

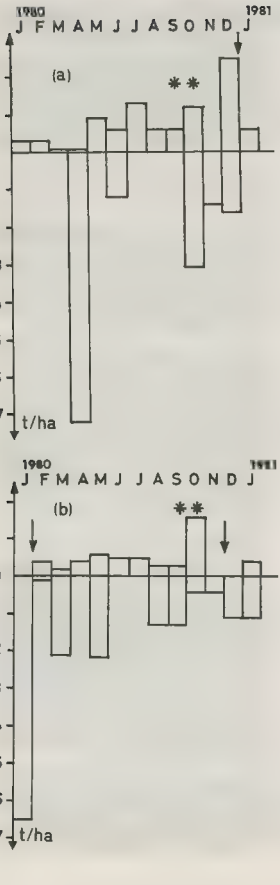
2.3. Les variations saisonnières de la production primaire

L'examen du cycle de la production primaire à Naxinga a révélé que la croissance des parties aériennes s'étend sur 4 à 7 mois et correspond à la saison pluvieuse avec un retard d'un mois A Ouango-Fitini et à Lamto la production aérienne se répartit sur respectivement 9 à 10 mois et 10 à 11 mois ; la coïncidence avec les périodes pluvieuses est également bonne dans les deux localités (Fig. 5 et 6) et sur ce point aucune différence n'apparaît donc dans le mode de fonctionnement des savanes le long du gradient climatique

Une coïncidence du maximum de la production primaire aérienne avec une période de floraison-fructification des Graminées a été notée comme quasiment constante à Naxinga. Cette coïncidence n'est pas toujours observée à Lamto où le maximum de production peut survenir à d'autres périodes la floraison des espèces étant d'ailleurs bien plus étalée dans le temps. A Ouango-Fitini la correspondance n'est observée que pour l'un des deux sites (Fig. 5). Le petit nombre des données ne permet cependant pas de juger laquelle des deux situations est la plus répandue et des études supplémentaires du cycle de la production seraient nécessaires pour pouvoir trancher. Dans l'attente de telles données il semble toutefois légitime de considérer provisoirement la coïncidence entre floraison graminéenne et production maximale comme un trait caractéristique de la zone soudanienne.

A Naxinga la production des racines se répartit moins régulièrement dans l'année et dure plus longtemps (5 à 9 mois) que celle des parties aériennes. La situation semble différente à Ouango-Fitini (Fig. 5 et 6) où la production des racines, tout aussi irrégulière et s'étalant également sur 5 à 9 mois, dure moins longtemps que celle des parties aériennes. A Lamto la durée de production des racines est plus importante que dans les deux sites précédents (9 à 11 mois) et équivaut à peu près à celle des parties aériennes. Par ailleurs il ne semble pas exister de lien net entre production souterraine et climat ni entre production souterraine et production aérienne à Lamto. Plus au nord, à Ouango-Fitini, la production maximale des racines a lieu plutôt en début d'année, avant ou après le passage du flux, sans qu'un lien très évident n'apparaisse. La relation avec la croissance des parties aériennes n'y est pas non plus très sensible. A Naxinga en revanche le cycle d'évolution de la production racinaire paraît pouvoir être relié aux variations saisonnières climatiques tandis qu'un faible lien se dessine également avec le comportement des parties aériennes

Il ressort assez clairement que la production est orientée préférentiellement sur les racines en début d'année avant même le retour de la saison des pluies. Lorsque la capacité d'alimentation en eau des plantes est ainsi assurée, la production est alors dirigée plus ou moins également entre parties aériennes et souterraines, avec un accident en septembre où les parties aériennes semblent nettement favorisées dans deux



sites (n°2 et n°3) sur les trois étudiés. Cette période est celle de l'élongation rapide des tiges avant la floraison et c'est aussi celle de la production maximale de la matière aérienne. Après la reproduction des Graminées, une réorientation de la production primaire en faveur des racines se fait à nouveau à partir de novembre. Elle correspond clairement à la mise en réserve des assimilats pour affronter la période sèche. Une partie de la production souterraine mesurée correspond vraisemblablement à la migration de produits carbonés depuis les parties aériennes sénescentes. Ainsi le cycle de production des racines paraît-il assez semblable dans les 3 sites d'étude de Nazinga et relativement bien rythmé par les saisons. Les études en cours permettront de confirmer si le déroulement du cycle est semblable d'une année à l'autre ou non.

La courte durée du cycle du développement des parties aériennes et la liaison du cycle des racines avec les saisons semblent ainsi des traits caractéristiques des savanes soudaniennes

CONCLUSION

Les mesures effectuées à Nazinga pendant les années 1984 et 1985 ont montré que les phytomasses herbacées aériennes maximales y ont varié de 2 à 12 t/ha environ depuis les formations sur cuirasse jusqu'aux bas-fonds. La plupart des valeurs mesurées dans les savanes herbeuses à boisées se répartissaient cependant entre 2,5 et 5 t/ha. La production primaire aérienne annuelle en 1985 a atteint 3,5 à 8 t/ha dans les six milieux où elle a été étudiée. Le cycle de la production aérienne, relativement court puisqu'il a duré seulement 4 à 7 mois selon les sites, s'est révélé fortement lié à la saison des pluies. Une coïncidence assez stricte entre la période de floraison-fructification des Graminées pérennes et celle de la production aérienne maximale a par ailleurs été observée. Il faut également noter que la productivité de ces milieux a pu atteindre par périodes des valeurs très élevées, de l'ordre de 50 kg/ha/jour (poids de matière sèche). Le rapport entre la production primaire aérienne (calculée par la méthode de la somme des accroissements) et la phytomasse maximale a varié de 1,0 à 1,2 pour les six faciès étudiés ; des travaux en cours permettent toutefois de penser que ce rapport est en réalité légèrement plus élevé

Les phytomasses souterraines, bien plus importantes que celles des parties aériennes puisqu'elles représentent en moyenne sur l'année 80 % du total, ont varié au cours de 1985 de 3 à 10 t/ha environ pour trois faciès étudiés. Le cycle de la production souterraine s'est montré moins régulier que celui des parties aériennes et réparti sur une période légèrement plus longue de 5 à 9 mois. La production souterraine, annuelle, quant à elle, a atteint les valeurs de 8 à 9,5 t/ha ce qui correspond à 66 à 70 % du total. Le renouvellement des racines a pu être évalué à environ 85 % sur une année.

A l'issue de cette étude les quelques caractéristiques principales qui distinguent les savanes soudaniennes de Nazinga des savanes soudano-guinéennes et guinéennes peuvent être énoncées. Tout d'abord la production primaire y est sensiblement plus faible, ce qui est le corollaire d'un cycle annuel de végétation plus court et plus strictement lié aux saisons. Le

FIG. 5. — Répartition mensuelle de la production primaire aérienne et souterraine dans deux sites de savane de Ouango-Fitini (zone soudano-guinéenne de Côte d'Ivoire) en 1980.

a) Savane arbustive à *Detarium microcarpum*

b) Savane herbeuse à *Loudetia simplex* et *Andropogon ascinodis*.

Mêmes légendes que la figure 3.

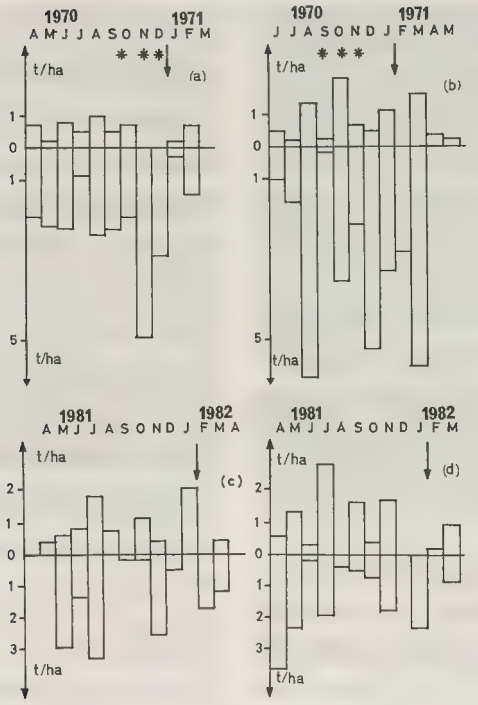


FIG 6 — Répartition mensuelle de la production primaire herbacée aérienne et souterraine dans quatre sites de savane de Lamto (zone guinéenne de Côte d'Ivoire) en 1970 et 1981.

a) et b) d'après CESAR (1971)

a) Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*

b) Savane arbustive de transition à *Andropogonées*

c) et d) d'après ABBADIE (1983).

c) Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*.

d) Savane arbustive de transition à Andropogonées.

Mêmes légendes que la figure 3.

N.B.: Les périodes de floraison-fructification n'ont pas été notées par ABBADIE (1983)

taux de renouvellement des racines est en conséquence également plus faible que dans les zones guinéennes tandis que la proportion de la production dévolue aux racines est plus constante. Malgré ces quelques différences, beaucoup de traits communs rapprochent toutes ces savanes dont le principal est sans doute la dominance de la strate herbacée par les Graminées pérennes. Ces plantes à vie relativement longue sont toutes construites selon le même schéma malgré quelques variations de détail ; elles se conforment au modèle architectural de TOMLINSON défini par HALLÉ *et al.* (1978). Constituées d'axes nombreux issus les uns des autres par ramification basale, elles répondent à la définition d'organismes à croissance clonale (HARPER, 1978). Elles se conforment également toutes au même type de stratégie de «compétitrices» au sens de GRIME (1979).

Ce type de stratégie se reconnaît à une série de caractéristiques génétiques qui permettent un taux élevé de captation des ressources dans une végétation dense et productive. Les plantes compétitrices peuvent ainsi produire un feuillage dense et une grande surface de racines pendant la saison favorable à la croissance, elles sont de plus capables de réajuster constamment la distribution spatiale des surfaces absorbantes, feuilles et racines, par le biais d'un renouvellement rapide de ces organes. Au total cette souplesse permettrait de répondre rapidement aux variations de la distribution des ressources du milieu. Parmi les traits particuliers de ces plantes, GRIME cite encore une durée de vie relativement longue, une floraison annuelle régulière avec une faible production de graines et la présence fréquente de bourgeons dormants. Les Graminées pérennes des savanes répondent ainsi parfaitement à la définition des «compétitrices».

La comparaison des cycles de phytomasse et de production mettent finalement en évidence l'unité du type de fonctionnement des savanes le long d'un gradient climatique depuis les régions préforestières jusqu'à la zone soudanienne. Les différences observées correspondent clairement aux réponses du même type de système soumis à des contraintes climatiques, en particulier hydriques, croissantes. L'hypothèse peut être proposée que le domaine des savanes représente en fait la zone où le type de stratégie le plus performant pour les espèces herbacées est celui de compétitrices au sens de GRIME.

BIBLIOGRAPHIE

ABBADIE (L.), 1983. — Contribution à l'étude de la production primaire et du cycle de l'azote dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Travaux des chercheurs de la station de Lamto*, 1, 135 p.

AFOLAYAN (T. A), 1978. — Grass biomass production in a northern Guinea savanna ecosystem. *Oecol Plant.*, 13, 4, 375-386.

BARNES (D.L), 1982. — Management strategies for the utilization of southern African savannas. *In* : B.J HUNTLEY et B.H. WALKER (éds). *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 626-636

BOHM (W.), 1979. — *Methods of studying root systems.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 187 p

BOOYSEN (P. de V) et TAINTON (N M.), (éds.), 1984. — *Ecological effects of fire in South African ecosystem.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 426 p.

BOURLIÈRE (F.), (éd.), 1983. — *Tropical savannas.* Ecosystems of the world 13, Elsevier, Amsterdam, 730 p.

BROOKMAN-AMISSAH (J.), HALL (J.B.), SWAINE (M D.) et ATTAKORAH (J.T.), 1980. — A reassessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. *J. Appl. Ecol.*, 17, 85-100

CESAR (J.), 1971. — Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Université de Paris, 95 p

CESAR (J.), 1981. — Cycle de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Côte d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét Pays Trop.*, 34, 1, 73-81.

CESAR (J.), 1982. — Estimation de la biomasse maximum des savanes de Côte d'Ivoire au moyen de facteurs climatiques et édaphiques. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, Bouaké, CRS n°09, 15 p

CESAR (J.), 1984. — Effet de l'exploitation par coupe sur le système racinaire d'une savane. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, IDESSA Base Nord, Korhogo, note technique n°12/84 Pât, 35 p.

CESAR (J.) et MENAUT (J.C.), 1974. — Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto, n° spéc.*, 2, 161 p

CESAR (J) et HAVET (A.), 1982. — Evaluation de la biomasse herbacée annuelle au moyen des facteurs du milieu. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, Bouaké, CRS n°23 Pât, 29 p.

DEKKER (A.J.F.M.), 1985. — Edition de la carte de végétation de la région de Nazinga F A O., Ouagadougou, F.O : DP/UPV-/82/1008, 5 p., 1 carte.

FOURNIER (A.), 1982 a. — Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Université de Montpellier, 168 p

FOURNIER (A.), 1982b. — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ Abidjan*, série E, 15, 63-94.

FOURNIER (A), 1983 a. — Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica. Oecol. Plant.*, 2, 183-203.

FOURNIER (A.), 1983 b. — Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire), les grands traits de la phénologie et de la structure *Candollea*, **38**, 1, 237-265.

FOURNIER (A.), 1984. — Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestiere (Lamto, Côte d'Ivoire). *Vegetatio*, 57, 177-188

FOURNIER (A), HOFFMANN (O.) et DEVINEAU (J L.), 1982. — Variations de la phytomasse herbacée le long d'une toposéquence en zone soudano-guinéenne, Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire) *Bulletin de l'I F A N*, 44, sér. A, 1-2, 73-77.

FOURNIER (A) et LAMOTTE (M.), 1983. — Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, 17, 8-38

GOLLEY (F.B.), 1965. — Structure and function of an old fiel broomsedge community. *Ecol. Monogr.*, 35, 113-137

GRIME (J.P), 1979. — *Plant strategies and vegetation processes.* Wyley, Chicester, 222 p.

GUINKO (S.), 1984. — Végétation de la Haute-Volta. Thèse d'État, Université de Bordeaux.

GUINKO (S.), à paraître. — Contribution à l'étude de la végétation et de la flore du Burkina Faso. I. Les territoires phytogéographiques. *Bull. IFAN, série A, Sci. Nat.*, 1, 46

HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A) et TOMLINSON (P.B), 1978. — *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 441 p.

HARPER (J.L.), 1978. — The demography of plants with clonal growth. *Verh Kon Nederland. Akad. Weten., Afd. Nat.*, 70, 27-48.

HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.), 1982. — *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg New York, 669 p.

ISICHEI (A.O.), 1979. — Elucidation of stocks and flows of nitrogen in some Nigerian savanna ecosystems, Ph. D. thesis, Université de Ife, Nigeria.

JONES (M J), 1973. — The organic matter content of the savanna soils of West Africa. *J. Soil Sci.*, 24, 42-53.

KADEBA (O.), 1978. — Organic matter status of some savanna soils of northern Nigeria. *Soil Sci.*, 125, 122-127.

KADEBA (O.), 1982. — Studies on soil organic matter and nitrogen under savanna forest reserves. In : SANFORD (W.W.) *et al* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigera, 24-32.

KNOOP (W.I.) et WALKER (B.H.), 1985. — Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. *J. Ecol.*, 73, 235-253.

LAMOTTE (M.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : présentation du milieu et du programme de travail, *Terre Vie*, 21, 3, 197-212.

LEBRUN (J), 1947. — *La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Edouard, Publ. Inst. Parcs Nat Congo belge*, Bruxelles, 2 vol., 800 p.

LEEUW (P N. de), 1978. — The primary and secondary productivity of the savanna in the middle belt of Nigeria. Annual conference of the Nigeria society of animal production, Université de Ahmadu Bello, Zaria.

LUNGREN (C.G.), 1975. — Proposition pour le projet de ranch de gibier à Nazinga pour la Haute-Volta. Association de developpement de l'élevage de la faune africaine, Vancouver, Canada.

MC NAUGHTON (S.J.), 1985. — Ecology of a grazing ecosystem : the Serengeti. *Ecological Monographs*, 53, 3, 259-294.

MENAUT (J.C.) et CESAR (J), 1982 — The structure and dynamics of a West African savanna. In : HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.). *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, 80-100.

MENAUT (J C.), BARBAULT (R), LAVELLE (P) et LEPAGE (M.), 1985. — African savannas : biological systems of humidification and mineralization. *In :* TOTHILL (J.C.) et MOTT (J.J.) (éds.). *Ecology and management of the world's savannas. Australian Acad. Science*, Canberra, 14-33.

MILLIGAN (K.) et SULE (B.), 1982. — Natural forage resource and their dietary value. *In :* SANFORD (W.W) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria p. 190-207.

MILNER (C.) et HUGHES (E.), 1968. — *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. Blackwell Sc. Publ., Londres, I.P.B. Handbook n°6, 70 p.

OLA-ADAMS (B.A.) et ADEGBOLA (P.O), 1982. — Effects of burning crop and litter accumulation of derived savanna in the Olokemeji forest reserve. *In* SANFORD (W.W) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 151-159.

OUEDRAOGO (P.M.), 1985. — Étude de la relation herbe-arbre dans une savane naturelle soudanienne : phytosociologie et phytomasse maximale dans divers faciès de savane plus ou moins dense de la réserve de Nazinga (Burkina Faso). Mémoire de diplôme d'ingénieur des techniques du développement rural. Université de Ouagadougou, 91 p.

POSS (R.) et VALENTIN (C), 1983. — Structure et fonctionnement d'un système eau-sol-végétation. Une toposéquence ferralitique de savane, (Kattola, Côte-d'Ivoire). *Cah ORSTOM, sér. pédol*, **20**, 4, 341-360.

PRADO (C.), 1984. — Modèle de la production primaire herbacée d'une savane à Lamto (Côte d'Ivoire). Mémoire de D.E.A., Université de Paris 6, E N S , 79 p.

SANFORD (W W.), 1982 a. — Savanna : a general review. *In* : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.), *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 3-23.

SANFORD (W W.), 1982 b. — The effects of seasonal burning : a review. *In* : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 160-188.

SANFORD (W.W.), YEFUSU (H.M) et AYENI (J.S.O.), 1982. —*Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, 440 p

SPINAGE (C.A.-), 1984. — Analyse des données de climat de Po et Léo en référence à Nazinga. F.A.O , Ouagadougou, F.O. DP-/UPV/82/008, doc. de travail n°4, 36 p

TOTHILL (J C.) et MOTT (J.J.) (éds.), 1985. — *Ecology and management of the world's savannas*, Australian Acad. Science, Canberra, 384 p

TROCHAIN (J.L.), 1957. — Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Et. Centrafric.*, 13-14, p. 55-93

USMAN (S.S), 1981. — Production of herbaceous material in the Guinea savanna. M Sc. dissertation, Université de Ife, Nigeria.

WALKER (B.H.) et NOY-MEIR (I), 1982. — Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystem. *In :* HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.) *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 577-590.

WALTER (H), 1971 — Natural savannas. *In : Ecology of tropical and subtropical vegetation*, Oliver and Boyd Edinburgh, 539 p.

ANNEXE

Liste des espèces citées

ESPÈCE	Famille
Acacia dudgeoni Craib ex Hall.	MIMOSACEAE
Andropogon ascinodis C.B.Cl.	GRAMINEAE
Andropogon fastigiatus Sw.	GRAMINEAE
Andropogon gayanus Kunth	GRAMINEAE
Andropogon macrophyllus Stapf	GRAMINEAE
Andropogon pseudapricus Stapf	GRAMINEAE
Andropogon schirensis Hochst. ex. A. Rich.	GRAMINEAE
Andropogon tectorum Schum. et Thonn.	GRAMINEAE
Brachiaria jubata (Fig. et De Not.) Stapf	GRAMINEAE
Combretum collinum Fresen.	COMBRETACEAE
Crossopteryx febrifuga (Afzel. ex G. Don) Benth.	RUBIACEAE
Cymbopogon giganteus Chiov.	GRAMINEAE
Daniellia oliveri (Rolfe) Hutch. et Dalz.	CAESALPINIACEAE
Detarium microcarpum Guill. et Perr.	CAESALPINIACEAE
Diheteropogon hagerupii Hitchc.	GRAMINEAE
Elionurus pobeguinii Stapf	GRAMINEAE
Elymandra sp.	GRAMINEAE
Gardenia erubescens Stapf et Hutch.	RUBIACEAE
Hyparrhenia smithiana (Hook. f.) Stapf	GRAMINEAE
Hyperrhenia subplumosa Stapf	GRAMINEAE
Isoberlinia doka Craib et Stapf	CAESALPINIACEAE
Loudetia arundinacea (Hochst. ex. A. Rich.) Steud	GRAMINEAE
Loudetia hordeiformis (Stapf) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
Loudetia simplex (Nees) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
Loudetiopsis kerstingii (Pilger) Conert	GRAMINEAE
Pteleopsis suberosa Engl. et Diels	COMBRETACEAE
Schizachyrium sanguineum (Retz) Alston	GRAMINEAE
Setaria anceps Stapf ex Massey	GRAMINEAE
Terminalia avicennioides Guil. et Perr.	COMBRETACEAE
Terminalia laxiflora Engl.	COMBRETACEAE
Vetiveria nigritana (Benth.) Stapf	GRAMINEAE
Ximenia americana L.	OLACACEAE

Bull. Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 431-438

DÉTERMINATION DE L'AIRE MINIMALE DANS LA CATINGA DU SUD-EST DU PIAUI (Brésil)*

Laure EMPERAIRE

Mission Franco-Brésilienne au Piaui - Laboratoire de Botanique tropicale de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI
12, rue Cuvier — 75005 PARIS

MOTS-CLÉS : Caatinga (Brésil) - Aire minimale.

KEY-WORDS : Caatinga (Brazil) - Minimal area.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Les courbes aire-espèces de onze relevés de caatinga arbustive dense sont étudiées par placettes contiguës (4 × 400 m²) et par cumul des superficies de tous les relevés (25 - 4400 m²). Cette analyse souligne : 1) la richesse floristique de ce type de caatinga, 79 espèces y ont été relevées ; 2) le grand nombre d'espèces à faible fréquence d'apparition, 29 sur 79 ; 3) la nécessité d'un minimum de neuf à dix parcelles de 400 m² pour établir un inventaire floristique, ceci malgré l'apparente homogénéité du milieu et de la structure de la végétation. La liste des 79 espèces est donnée en annexe

SUMMARY
(Original scientific paper)

Determination of the minimal area in the Caatinga,south-east of Piaui (Brazil)

The species cures of eleven observations of dense bush caatinga are studied by adjacent plots (4 × 400 m²) and by addition of all the surfaces (5-4400 m²). This analysis brings out : 1) the floral diversity of this type of caatinga, 79 species were found ; 2) a great proportion of this taxons, 29 of 79, are not frequent ; 3) the necessity of 9 or 10 plots of 400 m² in order to draw up a floristic inventory in spite of the apparent homogeneity of the mesological conditions and of the structure of the vegetation. The list of the 79 species is given

L'étude biogéographique entreprise au sud-est du Piaui répond à un double objectif : d'une part, caractériser physionomiquement et floristiquement les formations végétales et d'autre part analyser les types d'utilisation auxquelles elles sont soumises (collecte, exploitation du bois d'oeuvre, du bois de combustion, défrichement pour des cultures).

La région étudiée est incluse dans le domaine des *caatingas*, formations à épineux qui couvrent près d'un million de kilomètres carrés dans le Nordeste brésilien. Ce terme d'origine tupi signifiant forêt (*caa-*) blanche (*-tinga*) traduit parfaitement le caractère de formations décidues. La physionomie des *caatingas* est très variée : suivant l'aridité plus ou moins marquée (précipitations comprises entre 250 et 800 mm), les types de sol, l'action anthropique, on trouve des formations allant de la forêt sèche à des fourrés à épineux. La définition des *caatingas* s'appuie aussi sur des critères floristiques : les Légumineuses et les Euphorbiacées sont les familles les mieux représentées mais c'est la présence de Cactacées et de Broméliacées qui constitue l'un des traits les plus marquants.

Les études sur les *caatingas* ne sont pas encore extrêmement nombreuses et leurs résultats ont, étant donné la variété des formations désignées par ce terme, une valeur ponctuelle. Dans la région sud-est du Piaui, nous avons été confronté au problème de la représentativité des parcelles étudiées, soit à celui de l'aire minimale. Selon GOUNOT (1969, p. 31), un échantillon est représentatif s'il contient «... tous les éléments, strates et espèces constitutifs de la communauté (sauf éventuellement les espèces les plus rares)». L'aire minimale est alors «... conçue comme l'aire sur laquelle la quasi-totalité des espèces de la communauté végétale est représentée». C'est à cette dernière définition de l'aire minimale que nous nous référerons.

* Reçu le 17 juin 1986, accepté le 12 mai 1987

1 — LA ZONE D'ÉTUDE

La région sud-est du Piaui (Fig. 1), située dans le domaine semi-aride du Nordeste brésilien (précipitations moyennes annuelles de 650 mm), se trouve à la limite de deux grands ensembles géomorphologiques, le bassin sédimentaire du Piaui-Maranhão au nord et la dépression périphérique du São Francisco au sud. Le plateau du nord qui forme le revers de côte, après avoir été réservé à la chasse et à la collecte, est défriché depuis une dizaine d'années au profit de la monoculture de cajous (*Anacardium occidentale*) tandis que les activités agricoles traditionnelles se concentrent en quelques taches dans la région sud.

Les unités de végétation reflètent la grande diversité des conditions morphostructurales. Ainsi, dans la région appartenant au bassin sédimentaire, une *caatinga* arborée haute pouvant atteindre une vingtaine de mètres occupe les ravins du front de côte tandis que le plateau est recouvert d'une *caatinga* arbustive dense difficilement pénétrable. C'est sur

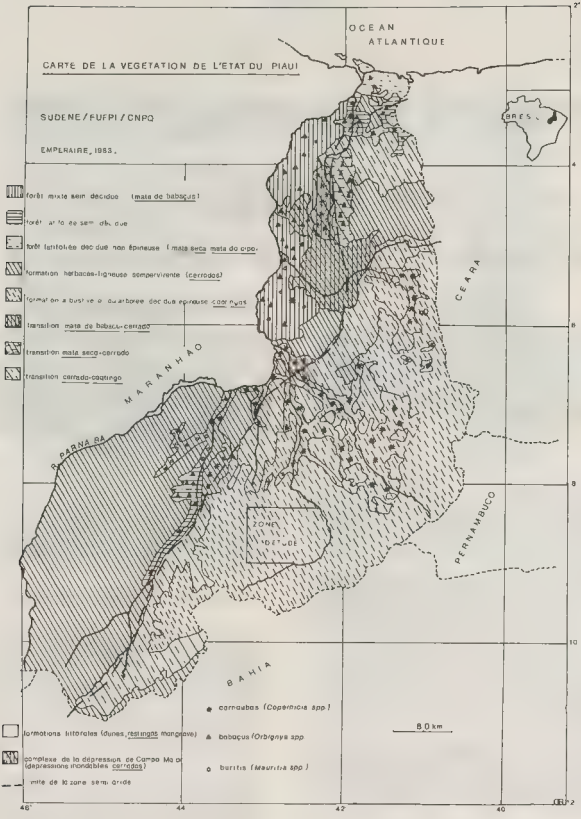


FIG. 1. — Carte de la végétation de l'État du Piauí

ce dernier type de végétation qu'a porté l'étude de l'aire minimale

On y distingue quatre strates :

— une strate herbacée peu développée, même en saison des pluies ; son recouvrement est inférieur à 10 % ;

— une strate frutescente de 0,5 à 2 m dont le recouvrement atteint 60 % ;

— une strate arbustive de 2 à 4 m extrêmement dense avec un recouvrement de 80 % ;

— une strate arborée (1) basse formée de quelques émergents, leur recouvrement ne dépasse pas 10 à 15 %.

Le plateau du revers de côte est constitué de couches de grès presque horizontales recouvertes de latosols sablo-argileux acides (pH compris entre 4,5 et 5) épais de plusieurs mètres. Il apparaît donc comme un ensemble extrêmement homogène tant par sa topographie et ses caractères édaphiques que par la physionomie de sa végétation. L'observation des photographies aériennes et des images satellites confirme cette homogénéité.

2 — MÉTHODES

Nous avons procédé, dans les différentes zones écologiques, à des relevés par parcelles de 20 × 20 m. Des fiches écologiques et floristiques adaptées de celles du **Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu** (GODRON *et al.*, 1968) ont été utilisées. Des plans situant les individus de plus de 5 cm de diamètre de fût, ont aussi été établis. Les mesures de hauteur totale, hauteur libre de fût et diamètre complètent les plans

Nous disposons pour toute la zone d'étude d'un corpus de données correspondant à 44 parcelles de 400 m² chacune et portant sur différents types de végétation. Théoriquement, l'aire minimale de chacun de ces types de végétation devrait être déterminée, mais, dans un premier temps, nous l'avons définie seulement pour la *caatinga* arbustive dense déjà décrite. En effet, c'est pour ce type de végétation que l'on disposait de relevés réalisés dans des conditions de milieu apparemment homogènes ce qui autorisait l'étude de leurs superficies cumulées

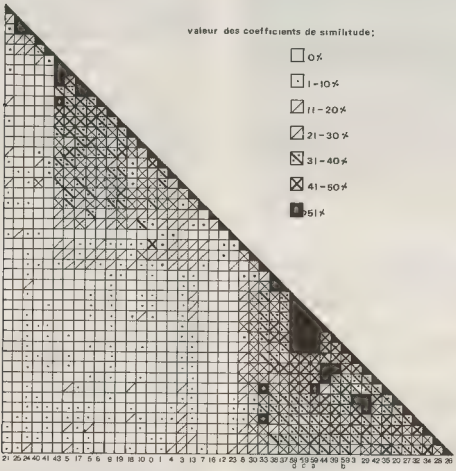


FIG. 2. — Matrice d'analyse différentielle des coefficients de similitude floristique de 44 relevés de caatinga

(1) La limite généralement admise pour différencier arbres et arbustes est de sept mètres ici, dans une région semi-aride, le seuil de quatre mètres est mieux adapté aux caractéristiques de la végétation

La première étape dans le traitement des données a été de sélectionner un ensemble de relevés de *caatinga* arbustive dense comparables tant par leurs caractères géomorphologiques et topographiques que par la structure de la végétation et sa composition floristique. Par la suite ces relevés ont été analysés par placettes de taille croissante. Les courbes aire-espèces correspondantes ont été construites.

3 — SELECTION DES RELEVÉS

L'uniformité de la structure de la végétation des douze relevés (n°20, 28, 29, 31, 35, 39, 42, 44, 59a, 59b, 59c, 59d) situés sur le plateau et en terrain plat a été vérifiée. Leur homogénéité floristique a été aussi confirmée par le calcul des coefficients de similitude (2). Ceux-ci ont été calculés pour les 44 relevés et la matrice d'analyse différentielle a été construite selon la méthode de Czekanowski. La représentation graphique de cette matrice (Fig. 2) souligne l'existence de deux ensembles floristiques. Le premier regroupe les relevés de *caatinga* arborée (quadrant supérieur gauche) et le deuxième, ceux de *caatinga* arbustive (quadrant inférieur droit). Les relevés précédemment sélectionnés selon des critères géomorphologiques, topographiques et de structure de végétation, présentent aussi entre eux des coefficients de similitude élevés. Parmi les douze relevés, seul le 28 n'a aucun coefficient supérieur à 50 %, seuil retenu. Cette valeur de 50 % peut apparaître peu élevée mais elle tient compte du grand nombre d'espèces à faible fréquence d'apparition : des 238 espèces relevées dans les 44 parcelles, 103 n'ont été rencontrées qu'une seule fois.

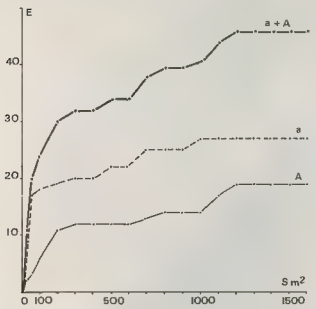


FIG. 3. — Courbes aire-espèce du relevé 59 (A = nombre d'espèces de diamètre supérieur à 5 cm ; a = nombre d'espèces herbacées ou ligneuses de diamètre inférieur à 5 cm ; a + A = nombre total d'espèces)

(2) Le coefficient employé est celui, de Sorensen

$$P_S = \frac{200\,c}{a + b}$$

a nombre d'espèces de la strate A
b nombre d'espèces de la liste B
c nombre d'espèces communes aux listes A et B

L'étude de l'aire minimale porte en conséquence sur un ensemble de onze relevés : sept indépendants, les 20, 29, 31, 35, 39, 42, 44 et quatre contigus, les 59 a, b, c et d.

4 — LES COURBES AIRE-ESPÈCES

Trois courbes aire-espèces (Fig. 3) ont été construites à partir des données des relevés 59 a, b, c et d (Tableau I), celle des espèces représentées par des individus de plus de 5 cm de diamètre (courbe A) — espèces appartenant en général aux strates arbustive et arborée basse —, celle des espèces du sous-bois (courbe a) et enfin, celle de l'ensemble des espèces rencontrées dans la parcelle (courbe a + 4).

TABLEAU I

Nombre d'espèces par superficies cumulées des relevés 59 a, b, c et d et de l'ensemble des relevés

Superficie (m^2)	Nombre d'espèces			
	Relevés 59 a, b, c, d			Ensemble relevés
	A	a	A + a	
25	2	9	11	—
50	3	17	20	—
100	6	18	24	—
200	11	19	30	—
300	12	20	32	—
400	12	20	32	23
500	12	22	34	—
600	13	22	35	—
700	13	25	38	—
800	14	25	39	35
900	14	25	39	—
1000	14	27	41	—
1100	17	27	44	—
1200	19	27	46	50
1300	19	27	46	—
1400	19	27	46	—
1500	19	27	46	—
1600	25	31	56	56
2000	—	—	-	62
2400	—	—	—	66
2800	—	—	—	69
3200	—	—	—	75
3600	—	—	—	77
4000	—	—	—	77
4400	—	—	—	79

Il apparaît que le nombre d'espèces des strates frutescente et herbacée croît beaucoup plus rapidement que celui des strates supérieures. Dans le premier cas, le point de courbure maximale se situe vers 50 m^2, dans le deuxième autour de 200 m^2. Cependant, ce n'est qu'à partir de 1.200 m^2 que les courbes se stabilisent avec 19 taxons arbores et 27 espèces herbacées ou arbustives. On remarque que l'apparition de nouvelles espèces a lieu de manière indépendante dans les strates arbustive et arborée basse et dans le sous-bois. Les

augmentations du nombre d'espèces seraient donc liées à l'apparition de taxons rares et non à des modifications locales des conditions écologiques.

Des placettes de 1200 m² sembleraient contenir l'essentiel des éléments floristiques de ce type de *caatinga*. Mais si on compare la courbe générale de la figure 3 avec celles obtenue en cumulant les données de tous les relevés (Fig. 4) (Tableau 1), il est difficile de mettre en évidence une aire minimale. La forme de la courbe dépend évidemment de l'ordre des relevés. Si de nombreuses espèces à faible fréquence d'apparition sont présentes dès les premiers relevés, la convexité de la courbe est amplifiée. Au contraire, un regroupement initial des relevés aux listes floristiques proches tendra à l'aplatir. Les trois cas sont représentés :

— courbe (a) à convexité maximale correspondant à la succession 59 b, 31, 29, 20, 35, 39, 44, 42, 59 a, 59 d et 59 c ;

— courbe (b) à convexité minimale correspondant à la succession 42, 35, 44, 20, 59 c, 59 d, 59 a, 59 b, 39, 29, 31 ;

— courbe (c) «quelconque» correspondant à la succession numérique des relevés.

Si aucun palier ne peut être mis en évidence sur la courbe b, on observe une certaine stabilisation du nombre d'espèces à partir de 3200 m² sur les courbes a et c. A partir de cette superficie, il n'apparaît plus qu'une à deux espèces par nouvelle placette de 400 m² et, dès 2000 m², soit 5 parcelles, 80 % des espèces sont représentées.

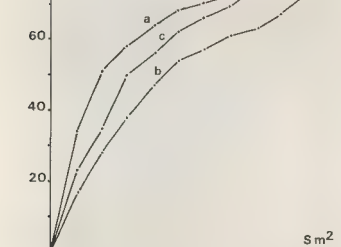


FIG. 4. — Courbes aire-espèces des 11 relevés cumulés (courbe a : à convexité maximale ; b : à convexité minimale ; c : ordre quelconque).

5 — CONCLUSIONS

La richesse floristique et la faible densité des espèces sont des aspects bien connus de la végétation tropicale (sauf dans des milieux très particuliers comme sur des sols salés ou inondés ou encore sans des conditions climatiques extrêmes). Dans une zone semi-aride comme celle du sud-est du Piauí, soit dans un milieu comportant de fortes contraintes (précipitations moyennes annuelles de 650 mm, saison sèche de 5 mois, sécheresses exceptionnelles), la définition d'une aire minimale se heurte aux mêmes difficultés qu'en forêt dense. Il est alors plus juste de parler d'une «aire optimale» (DAGET et GODRON, 1982). Plutôt que de multiplier les relevés dans l'espace, il serait plus important dans une seconde étape, d'analyser les variations saisonnières de la composition floristique, principalement entre le début et la fin de la saison des pluies (les relevés ont été effectués durant la saison des pluies, entre janvier et mars 1984).

Ce n'est que récemment que des recherches comportant des observations ou des mesures sur des parcelles de *caatinga* se sont développées. On peut citer les travaux de FIGUEIREDO GOMES (1981) et de HAYASHI et NUMATA (1976) dans l'État de la Paraiba, ceux de la S.U.D.E.N.E. — Superintendencia de Desenvolvimento do Nordeste — (1978) dans le bassin du Rio Saõ Francisco dans l'État de Bahia et ceux de NOGUEIRA (1987) et SANTOS *et alii* (1987) dans l'Etat du Pernambuco. La taille des parcelles sur lesquelles ces auteurs ont travaillé varie entre 100 et 400 m² et ils ont réalisé de 5 à 10 relevés par type de végétation. D'après nos résultats, qui se limitent à un type de *caatinga* de la région sud-est de Piauí, des parcelles de 400 m² ne constituent pas un échantillon représentatif, la petite taille de l'unité d'étude devant alors être compensée par le nombre de relevés.

Une autre remarque concerne l'importance du nombre d'espèces à faible fréquence d'apparition (liste annexe) : 29 des 79 espèces recensées n'apparaissent qu'une seule fois. Parmi ces espèces, une distinction doit être faite entre celles presque exclusives de cette *caatinga* arbustive dense, ce sont les espèces rares au sens strict, et celles accidentelles, mais fréquentes soit dans d'autres types de *caatinga* (*Poeppigia procera, Allamanda puberula*), soit de végétation secondaire (*Helicteres muscosa, Croton sonderianus*). Leurs présences pourraient être liées à des perturbations du milieu par l'homme (prélèvement d'un bois, halte de chasseur, passage) mais leur impact est probablement faible. Etant donné la structure de la végétation, l'importance des chablis doit être aussi limitée. Pa contre, les oiseaux et mammifères frugivores devraient avoir un rôle important dans la dissémination de ces espèces.

Remerciements

Ces travaux ont été réalisés en tant que professeur à l'Universiié Fédérale du Piauí et avec l'appui financier du CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvmento Cientifico e Tecnologico) et de la Mission Franco-Brésilienne au Piauí.

BIBLIOGRAPHIE

EMPERAIRE (L.), 1983. — *Relatorio da area de vegetaçao do Projeto «Regionalizaçao e delimitaçao do Brasil semi-arido. Estado do Piauí».* SUDENE/FUPPI. Recife/Tersina, 20 p., cte (multigraphie)

EMPERAIRE (L.), 1983. — *La caatinga du sud-est du Piauí : étude enthnologique.* Ed. Recherches sur les Civilisations, A.D.P.F., Paris, 150 p.

DAGET (Ph.) et GODRON (M.), 1982. — *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés.* Masson, Paris, 163 p.

FIGUEIREIDO GOMES (M.A.), 1981 — *Padroes de caatinga nos Cariris Velhos, Paraiba.* Dissertaçao de Mestrado, UFCe, Fortaleza, 88 p

GOUNOT (M.), 1969. — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation.* Masson, Paris, 314 p.

HAYASHI (I.) et NUMATA (M.), 1976. — Structure and succession of caatinga vegetation in the Brazilian Northeast. *Tokyo Geogr Papers.* Tokyo Kyoitu Univ. 20 : 23-44.

NOGUEIRA RODAL (M.J.), 1987. — Relaçoes entre a flora e as grandes unidades de paisagem no Moxoto, Pernambuco. *Resumos do XXXVIII Congresso Nacional de Botanica.* Soc. Bot. do Brasil, São Paulo, p. 417

SANTOS (M.F.), SAMPAIO (E.V.), RIBEIRO (M.R.) et LIRA (O.C.), 1987 — Associaçao de espécies en communidades vegetais sobre sete solos de caatinga. *Resumos do XXXVIII Congresso Nacional de Botanica* Soc. Bot do Brasil, São Paulo, p. 415

S U.D.E N.E , 1978. — Contribuiçao para a determinaçao de potencialidade madereira da Bacia do Sao Francisco. Estado da Bahia *Recursos vegetais.* S.U.D E.N.E , Recife, n°8, 81 p.

ANNEXE : PRESENCE-ABSENCE DES ESPECES DANS LES RELEVES

		59a	59b	59c	59d	20	29	31	35	39	42	44
Erythroxylum betulaceum Mart.	10	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+
cf. *Campomanesia*	10	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+
Pterodon abruptus Benth.	10	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Manihot caerulescens (Pohl) Rog.& App.	9	+	–	+	+	+	+	+		+	+	+
Piptadenia obliqua (Pers.)Mc Br.	9	+	+	–	+	+	+	+	+	+	–	+
Bocoa cf. decipiens Cowan	9	+	+	–	+	+	+	+	+	–	+	+
Acacia piauhiensis Benth.	9	+	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+
Pavonia glazioviana Gurke	9	+	+	+	+	+	–	–	+	+	+	+
Chamaecrista eitenorum (I.B.)I.B.	8	+	+	+	+	–	+	+	–	+	–	+
Cratylia mollis Mart. ex Benth.	8	+	+	+	+	–	–	+	+	+	–	+
Cenostigma gardnerianum Tul.	8	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+	+
Thiloa glaucocarpa Eichl. ex Baill.	8	+	+	+	+	+	+	–	–	+	–	+
Pilocarpus jaborandi Holmes	7	+	+	+	–	+	+	+		–		+
Erythroxylum laetevirens O.E. Schulz	7	+	+	+	+	–	+	+	–	+	–	–
Ximenia americana L.	7	+	+	+	+	–	+	+	–	–	–	+
Dalbergia cf. variabilis Vog.	7	+	+	+	+	–	+	–	+	+	–	–
Croton grewioides Baill.	6	–	+	–	+	–		+	+	–	+	–
Calliandra sessilis Benth.	6	–	+	+	–	+	+	+	+	–	–	–
Zanthoxylum sp.	6	+	+	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Anisacanthus trilobus Lindau	6	+	+	+	+	–	–	–	+	–	–	+
Turnera blanchetiana Urb.	6	+	+	+	+	–	+	+	–	+	–	–
Bauhinia acuruana Moric.	5	–	–	–	–	+	+	+	–	+	–	+
Mansoa cf. asperulum (Bur.&K. Sch.) Gentry	5	–	–	–	+	–	–	+		+	+	+
Eugenia cearensis Berg	5	–	–	+	–	–	+	–	–	+	+	+
Cordia rufescens DC.	5	+	–	–	+	+	+	–	–	+	–	–
Alibertia elliptica (Cham.) Schum.	5	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	+
Erythroxylum vaccinifolium Mart.	5	+	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–
Acacia cf. adhaerens Benth.	5	+	+	+	+	–	–	–	–	+	–	–
Coutarea hexandra (Jacq.)K.Sch.	4	–	–	+	+	–	–	+	–	–	–	+
Pisonia campestris Netto	4	–	+	–	–	+	–	+	–	–	+	–
Colubrina cordifolia Reiss.	4	–	+	+	+	–		–	–	+	–	
Pavonia aff. glazioviana Gurke	4	+	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Bauhinia heterandra Benth.	4	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Croton piauhiensis Muell. Arg.	4	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Bignoniaceae n° 2161	4	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Swartzia flemmengii Raddi	3	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	+
Memora axillaris Bur. & K. Schum.	3	–	–	–	–	+	–	+	–	–	+	–
Arrabidaea sp.	3	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–
Bromelia sp. (gravata)	3	–	+	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Cardiospermum anomalum Camb.	3	+	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–
Hymenaea courbaril L.	3	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Argythamnia volubilis L.	3	+	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–
Aspidosperma aff. riedelli Muell. Arg.	3	+	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–
Aspidosperma sp.	2	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
Aristolochia sp.	2	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–
Erythroxylum pungens O.E. Schulz.	2	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–
Hymenaea eriogyne Benth.	2	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
Zanthoxylum stelligerum Tuc.	2	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Cnidoscolus urens (L.) Muell. Arg.	2	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–

Cassia velutina Vog.	2	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Luhea candicans Mart.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Mimosa verrucosa Benth.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Croton adamantinus Muell. Arg.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Malpighiaceae n° 2425	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Cassia desvauxxi Collad.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Banisteriopsis sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Dioscorea adenoptera Mart. ex Griseb.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Neoglaziovia variegata (Arr.Cam.)Mez	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Ipomoea martii Meissn.	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Allamanda puberula DC.	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Mimosoideae n° 2445	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Mandevilla sp.	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Cucurbitaceae n° 2403	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Croton sp.	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Byrsonima vacciniifolia Adr. Juss.	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
cf. Annona n° 2422	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
cf. Terminalia n° 2421	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Oxandra sessiliflora R.E.Fr.	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Maytenus catingarum Reiss.	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Caesalpinioideae n° 2189	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Eugenia sp. n° 2447	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Casearia eichleriana Sleum.	1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Helicteres muscosa Mart.	1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Mansoa hirsuta DC.	1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Stillingia trapezoidea Ule	1	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Poeppigia procera Presl.	1	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Aranthocereus albicaulis Britt. & Rose	1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ichnanthus sp. n° 2206	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Croton sonderianus Muell. Arg.	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ÉVOLUTION HISTORIQUE DES GESTIONS HYDRAULIQUES DANS LE MARAIS «BRETON-VENDÉEN» ; CONSÉQUENCES HYDROLOGIQUES ET BIOLOGIQUES*

par J. BAUDET, Y. GRUET et Y. MAILLARD

Laboratoire de Biologie marine, U.E.R. des Sciences de la Nature,
2, rue de la Houssinière — 44072 NANTES Cedex 03

MOTS-CLÉS : Marais littoral - Gestion hydraulique - Eaux saumâtres - Faune aquatique.

KEY-WORDS : Littoral marsh - Hydraulic management - Brackish waters - Aquatic fauna

RÉSUMÉ
(Travail original)

Le marais breton-vendéen est un marais littoral atlantique qui a encore notablement évolué au cours de la période historique récente. Son comblement naturel progressif a interféré avec diverses actions anthropiques : activités portuaires, commerciales, halieutiques, salicoles, agricoles, etc... Il en est résulté une multiplicité d'aménagements : digues, polders, canaux, bassins, vannages, pompes. . .De tout temps, sur ce plat pays situé tous le niveau des hautes mers, l'homme a eu à lutter à la fois contre l'intrusion marine et l'inondation liée aux afflux saisonniers d'eau douce. L'étude d'ensemble de la gestion hydraulique de ce marais et l'examen de cas précis de changements de gestion permettent d'analyser les phénomènes hydrologiques et hydrobiologiques qui en résultent. Les étapes successives de l'aménagement des réseaux hydrographiques sont présentées. Parallèlement, sont examinées les zonations hydrobiologiques qui ont pu en découler de 1700 à nos jours. Base essentielle de la gestion globale de cette zone littorale (mer -marais - bassin versant), la maîtrise de l'eau ne peut être considérée en simples termes de quantité, mais également et surtout en termes de qualité tant physico-chimique qu'hydrobiologique.

SUMMARY
(Original scientific paper)

Historical changes of hydraulic management in the «Breton-Vendéen» marsh : hydrological and ecological assessment

The «Breton-Vendéen» marsh is an atlantic littoral wetland which has been much changing during the last centuries (from 1700 till nowadays). Its progressive and natural filling up with tidal muds went on, during the development of the human activities such as commercial and fish shipping, salt making, agriculture, oyster farming, etc... Consequently dikes, polders, water-ways, fish ponds and salterns, water-gates, water flowing pumps, were developped and used, as shown by our own research on the available archives : file-papers, technical documents, maps, draughts, etc... Simultaneously are made obvious hydrobiological zonations induced by these changes more or less located. In this way, we were helped by the study of the water management during the last years. At all events, the water mastership in this littoral wetland is to be considered in both ways : in a quantitative and a qualitative way (physico-chemical and hydrobiological points of view). It is important do dwell on the increasng necessity of water quality, as requested by the biological and economical today's statement of this wetland and of the neighbouring sea (Baie de Bourgneuf)

INTRODUCTION

Le marais breton-vendéen se situe au sud de l'estuaire de la Loire et il occupe une superficie d'environ 36.000 hectares. Il se subdivise en deux ensembles séparés par l'ancienne presqu'île de Beauvoir-sur-Mer : les marais de Machecoul au nord (16 000 ha) et ceux de Soullans et du Perrier au sud (Marais de Monts, 20.000 ha) (Fig. 1).

Ce marais littoral reçoit les eaux de nombreux ruisseaux et fleuves côtiers. Au nord, le plus improtant est le Falleron qui traverse le marais de Machecoul, puis emprunte le Dain, ancien bras de mer, pour déboucher en baie au sud-ouest de Bourgneuf. Son bassin versant est de 132 km². Au sud, les ruisseaux de la Seudre et du Grand Taizan représentent un bassin versant d'environ 100 km² ; ils convergent dans le Grand Etier de Sallertaine qui débouche au nord de La Barre-de-Monts. A cet endroit arrivent également les eaux de deux étiers importants, celui du Pont-Angeher et le Canal du Perrier. Au sud de Soullans, le Ligneron (bassin versant de 95 km²) est dévié vers la rivière de La Vie (bassin versant de 380 km²) dont l'estuaire constitue la limite sud du marais breton-vendéen.

Les terrains du marais sont très bas : plus de la moitié des terres est en dessous de 3 m N.G.F. MOUNES (1974) divise le marais du nord en trois zones : — au pied des coteaux les prés bas qui ont une altitude de 0 à 2 m N.G.F. ; — les anciens marais salants dont les niveaux varient de 1 à 2 m pour le fond des bassins à 3 ou 4 m pour les terres voisines (bossis) ; —enfin les polders récents qui ne dépassent pas + 1 m et même se situent parfois sous le zéro N.G.F. Pour les axes d'écoulement des fleuves côtiers, la traversée du marais sur dix à vingt kilomètres est très lente : la pente reste inférieure à

* Reçu le 12 décembre 1986, accepté le 15 juillet 1987

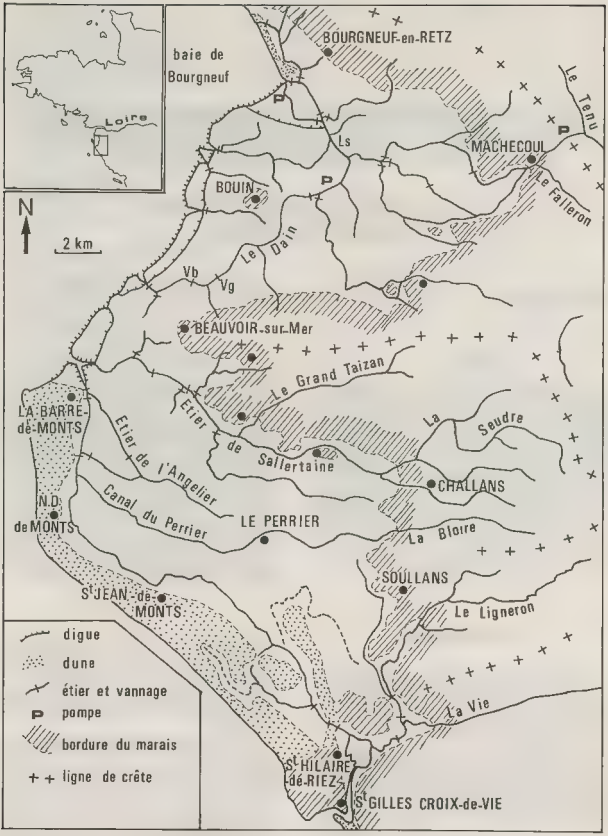


FIG. 1. — Présentation générale du marais : réseau hydrographique et principaux vannages actuels.

0,03 pour mille et les courants sont donc très faibles ou nuls. Au cours des hivers pluvieux, de grandes surfaces peuvent être inondées (VERGER, 1978). Ce dernier point est accentué par la topographie, car les terres les plus basses, à l'exception des polders, sont situées les plus loin de la mer, au pied des coteaux d'où descendent les fleuves côtiers. Ce trait est commun à de nombreux marais littoraux (VERGER, 1956). L'évacuation des eaux en mer est également limitée par le phénomène de la marée. En effet, le contenu des étiers ne peut se déverser qu'à basse mer. Lors des fortes marées de vive-eau la cote atteinte est de plus de 3 m N.G.F., niveau supérieur à celui de la plus grande partie du marais qui n'est alors protégé que par les dunes, les digues et les vannages.

Le marais actuel, qui résulte du comblement naturel des anciens golfes de Machecoul et de Soullans, a évolué progressivement. Au cours de la période historique récente, les habitants de ce littoral ont été confrontés aux problèmes de contrôle de l'eau dans le marais, de colmatage des étiers, d'envasement des ports et de mise en valeur de ce territoire. L'évolution des besoins économiques et la progression des possibilités techniques ont entraîné de nombreux travaux : digues, vannages ou écluses, creusement de canaux, pompes etc... répondant à la recherche d'une gestion hydraulique, puis à son amélioration.

L'analyse de documents d'archives, de cartes anciennes et de données bibliographiques nous permet de reconstituer les principales étapes historiques de l'aménagement des réseaux hydrauliques et de la mise en place de vannages ou écluses. Parallèlement nous présentons les mécanismes des gestions hydrauliques successives et nous proposons une estimation des conséquences hydrologiques et biologiques en résultant. Faute de données historiques en matière d'hydrologie, nous avons réalisé ces estimations en nous appuyant sur l'étude de la gestion hydraulique actuelle et de ses conséquences (GRUET et coll., MAILLARD et coll., sous presse), dont nous reprendrons l'essentiel, et sur l'analyse de cas précis de changements récents de gestion.

I — ÉVOLUTION HISTORIQUE

Nous avons choisi un découpage en trois périodes : la première se termine vers 1700, époque à laquelle étaient dressées les cartes de MASSE pour cette région ; la deuxième s'achève à la fin du 18ème siècle avec les renseignements apportés par les cartes de CASSINI ; la troisième correspond aux siècles suivants

1 — A — ASPECT DU MARAIS AVANT LE MOYEN ÂGE ET ÉVOLUTION JUSQU'A LA FIN DU 17ÈME SIÈCLE

Avant le Moyen Age le marais est encore très maritime. La mer s'y étale en de larges bras de mer ou chenaux bordés de vasières à l'exemple des «**wadden**» de la mer du Nord. Les plus fortes marées atteignent le pied des coteaux où se déversent les fleuves côtiers. A l'abri des îlots ou des cordons dunaires le colmatage naturel est favorisé sur les estrans par les végétaux halophiles (salicornes, obiones). Pour cette époque nous renvoyons aux travaux de MOUNÈS, VERGER, PINOT et ROUSSEAU. Au nord, le golfe de Machecoul s'ouvre largement sur la baie, de part et d'autre de l'île de Bouin. L'ouverture maritime est également importante au sud, entre Beauvoir-sur-mer et le cordon dunaire de l'île de Monts. Le golfe de Soullans évacue en outre ses eaux par un large goulet qui se situe au sud de St. Jean-de-Monts autour de l'emplacement futur de l'estuaire de la Baisse. En arrière des cordons dunaires qui progressent, le colmatage s'accélère. La vase qui s'accumule forme le «bri» à scrobiculaires.

Du Moyen Age jusqu'à la fin du 17ème siècle le recul de la mer est important. L'homme suit le colmatage naturel et le favorise même en élevant les premières digues et en creusant des canaux et des bassins notamment pour la saliculture. Les communautés humaines qui s'établissent ou utilisent le sol sont confrontées au problème des invasions de la mer et aux inondations par l'eau douce.

Au nord, les assèchements progressent à partir des petits îlots du marais et du pourtour rocheux de l'île de Bouin. La navigation commerciale, y compris avec l'Europe hanséatique, utilise les ports d'échouage de la baie, mais à la fin du 17ème siècle certains ports doivent être déplacés à cause du colmatage. L'île de Bouin (Fig. 2) est encore nettement isolée par le bras de mer du Dain ouvert à la navigation avec le «grand port» de Bouin, avec le port de Bourgneuf et Port-la-Roche.

Dans le sud, au haut Moyen Age, la majorité des eaux continentales (Grand-Taizan, Seudre, Bloire et Ligneron) devait s'évacuer par l'estuaire de la Baisse (Fig. 6) (PINOT, 1980). Au 12ème siècle, en bordure de cet estuaire, des «prises» littorales apportent quelques terres cultivables. De faible envergure est liées à l'évolution naturelle du milieu, elles tenaient compte de la topographie et de la maturité des sols (VERGER, 1968). Le colmatage freinant le cheminement des eaux, les communautés humaines interviennent pour éviter les inondations prolongées. Vers le 15ème siècle (ROUSSEAU, 1968) le Ligneron est dévié en direction de la Vie par une digue allant jusqu'à Notre-Dame-de-Riez (Fig. 6) et s'opposant ainsi à la remontée de la marée dans les marais de St-Hilaire et de Soullans. La paroisse du Perrier se protège également par une digue en V déviant les apports du coteau. Sur St-Urbain, le creusement du canal de la Cahouet (Grand Etier de Sallertaine) permet un cheminement plus court des eaux vers la mer. Comme dans le nord, cette période correspond à un colmatage accru et à des modifications progressives du réseau hydrographique. Les incidences de l'action anthropique sont difficiles à saisir, il est cependant probable que la déviation du Ligneron et de la Bloire ont favorisé le colmatage de l'embouchure de la Baisse en y réduisant le débit d'évacuation (PINOT, 1980). La fermeture progressive de cet estuaire, achevée après 1700, a imposé de créer un autre exutoire aux marais de Baisse : le canal des Bardonnerres ou canal de Baisse (Fig. 6, 1). De même le canal du Both (Fig. 6, 2) est creusé pour évacuer les eaux du marais de l'Epine vers St-Jean-de-Monts. Il s'avérera peu efficace.

C'est à la fin du 17ème siècle que sont mentionnés les premiers grands vannages, associés à des ponts ; mais leur origine peut être antérieure. Celui du Poirot (Fig. 6, 3) marque la limite amont du secteur salicole, encore important, dépendant du Grand Etier de Sallertaine. Le monumental pont-écluse de la Barre-de-Monts (Fig. 6, 4), alors sur Notre-Dame-de-Monts, barre la Grande Taillée de Notre-Dame. Le vannage du Boursaud (Fig. 6, 5) règle les mouvements dans le canal des Bardonnerres. Etablis juste à l'amont des ports et des secteurs salicoles encore en activité, ces premiers grands ouvrages, techniquement difficiles à implanter, permettent une première gestion hydraulique d'ensemble en limitant la remontée des eaux salées. L'étier de la Barre, où joue librement la marée se colmate (MASSE, 1705), tandis que deux ports restent prospères : l'un au Grand-Pont de Beauvoir (Fig. 6, 6) et l'autre à la Barre-de-Monts (Fig. 6, 7). Levées et digues tendent à différencier trois grands ensembles hydrauliques :

— le secteur drainé par le Grand Etier de Sallertaine ;

— le secteur tributaire de la basse-Vie, augmenté des marais ayant perdu leur ancien exutoire par la Baisse ;

— le vaste secteur intercalé entre les deux précédents et

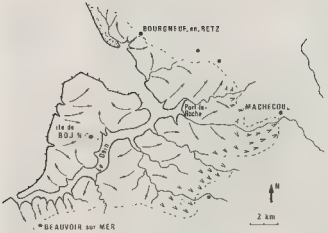


FIG. 2. — Zonation supposée du nord du marais breton vers 1700 (sur fond de carte de MASSE, 1704) . pénétration des eaux marines = **flèches** ; eaux saumâtres = **V**.

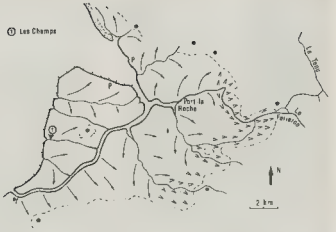


FIG. 3. — Zonation supposée du nord du marais breton vers 1785 (sur fond de carte de CASSINI) : zones poldérisées = **P** ; vannages = **triangles noirs** ; et légende précédentes.

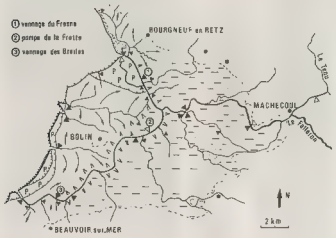


FIG. 5. — Zonation actuelle du nord du marais breton : pompes = **triangles blancs** ; et légendes précédentes.

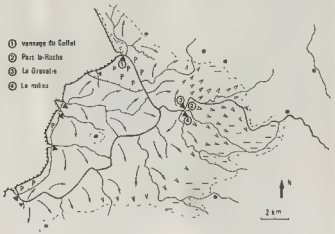


FIG. 4. — Zonation supposée du nord du marais breton vers 1900 marais doux = **tirets horizontaux** ; et légendes précédentes.

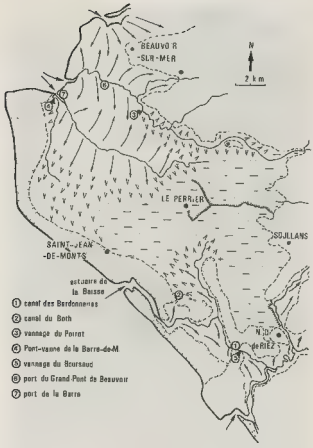


FIG. 6. — Zonation supposée du sud du marais breton vers 1700 (sur fond de carte de MASSÉ, 1704) : mêmes légendes que les fig. 2 à 5

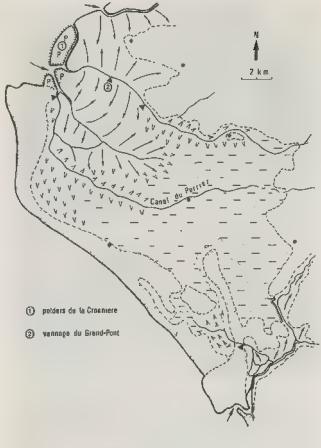


FIG. 7. — Zonation supposée du sud du marais breton vers 1785 (sur fond de carte de CASSINI) : même légende que les fig. 2 à 5.

draîné par l'étier de la Barre-de-Monts, le marais du Perrier demeurant plus ou moins isolé.

1 — B — *CONDITIONS HYDROLOGIQUES*

Avant le Moyen Age l'ensemble de ces marais présentait un caractère estuarien dominant. Cette zone abritée, sous influence marine, recevait des apports fluviaux saisonniers. Il faut imaginer, sur ces vastes étendues, une vie aquatique et sub-aquatique d'une extrême richese. Avec le colmatage progressif, une partie des marais est peu à peu soustraite aux influences marines. Vers 1700, le libre jeu des marées se fait encore sentir presque partout dans le marais du nord (Fig. 2), cependant une diversification des milieux apparaît : à l'est les zones basses proches du coteau présentent une alternance hydrologique saisonnière. De type lagunaire en été (eaux saumâtres, stagnation) ces zones retrouvent en hiver un caractère limnique. A la même époque, le marais du sud (Fig. 6) se divise en un marais doux à l'est, souvent engorgé (sept à huit mois d'inondations annuelles) et en un marais saumâtre mieux drainé. Dans ce dernier cas, il faut distinguer les secteurs proches des grands étiers, dans lesquels la marée joue librement (caractère estuarien) et ceux où l'influence marine et l'hydrodynamisme sont moins nets en été (caractère plus lagunaire, présence de plans d'eau aménagés ou non, bassins de saliculture par exemple).

2 — A — *ÉVOLUTION DU MARAIS AU COURS DU 18ÈME SIÈCLE*

Dès le début de ce siècle, les premières conquêtes de «lais de mer» interviennent, inaugurant la création de polders : ce sont les «prises» ou «mattes». En vue d'une meilleure maîtrise de l'eau, l'assèchement s'organise également à l'intérieur du marais par paroisses ou par groupes de paroisses. Les premiers grands «règlements» écrits apparaissent (Arrêt du Conseil d'Etat du Roi dès 1699 pour St-Hilaire-de-Riez). Il s'en suit la création d'Associations de propriétaires ou «Syndicats de marais» (en 1755 par exemple, pour le groupement des paroisses de St-Jean-de-Monts, Notre-Dame-de-Monts et le Perrier). D'importants travaux hydrauliques sont alors entrepris, dont la construction ou la remise en état d'écluses sur les grands axes d'écoulement. Des documents, il ressort nettement que de nombreux petits vannages assurent déjà la desserte de multiples unités d'exploitation salicole qui fonctionnenet séparément en s'alimentant à partir des grands étiers. Le rôle commercial des ports de la baie poursuit son déclin commencé au siècle précédent (ROUSSEAU, 1968). A la fin du 18ème siècle, la Révolution et les Guerres de Vendée marqueront un temps d'arrêt dans les aménagements et les travaux d'entretien.

Au nord, les «prises» affectent surtout le bras de mer du Dain, le nord de l'île de Bouin et la côte entre Bourgneuf et

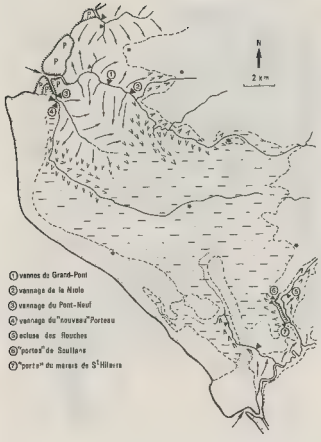


FIG. 8. — Zonation supposée du sud du marais breton vers 1900 · mêmes légendes que les figs. 2 à 5

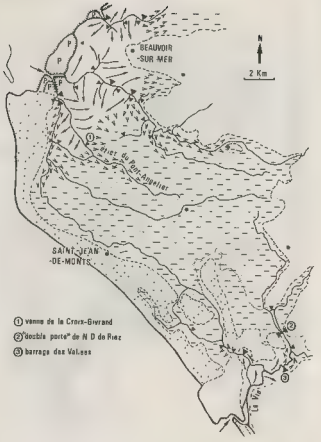


FIG. 9. — Zonation actuelle du sud du marais breton : mêmes légendes que les figs. 2 à 5

Port-la-Roche (MOUNÈS, 1974). Le franchissement du Dain reste difficile, nécessitant le passage à gué ou par des «bacs» tributaires de la marée (BAUDRY, 1986). Souvent associés à des ponts, quelques vannages de défense contre la marée sont déjà en place vers 1700-1710, mais à distance de l'embouchure des étiers : étiers de l'île de Bouin, site de Port-la-Roche, etc... Notons également que la carte de Cassini indique à Machecoul un canal reliant le Falleron et le Tenu, rivière communiquant avec le lac de Grand-Lieu. Il est probable que ce tracé corresponde à un projet de l'époque pour favoriser la batellerie locale, projet dont le devis fut élaboré en 1788, mais qui ne fut jamais exécuté. Cependant LOPEZ (1982) a prouvé qu'une liaison commerciale par voie d'eau avait été prospère au Moyen Age par un canal qui, une fois envasé, tomba dans l'oubli au 16ème siècle.

Au sud, les poldérisations sont les plus importantes de l'époque : grand polder de l'île du Pé ou de la Crosnière (Fig. 7, 1) conquis par Jacobsen en 1767 (VERGER, 1968) et d'autres «prises» juste au sud de la Crosnière (Fig. 7). Cette poldérisation fut entreprise et poursuivie sans qu'en soient connues les conséquences sur l'envasement des étiers et des ports ; les dépôts de lests de navires en étaient, entre autres, tenus pour responsables. Sur le Grand Etier de Sallertaine la construction de l'écluse du Grand-Pont (Fig. 7, 2) (1778 ou antérieure), nettement à l'aval de celle du Poirot qui existait déjà, limite encore plus la remontée de la marée. L'étier de la Barre se colmate dans le marais, d'où la création d'un grand axe hydraulique nouveau, le «canal du Perrier», en communication avec la Taillée de Notre-dame-de-Monts. Plus au sud, rappelons que les cordons dunaires ont définitivement fermé l'embouchure de la Baisse : non seulement l'eau douce n'est plus évacuée, mais l'eau salée ne pénètre plus, même en vives-eaux.

2 — B — *CONDITIONS HYDROLOGIQUES*

A la fin du 18ème siècle, le marais du nord (Fig. 3) est encore fortement marqué par les influences marines ; cependant les surfaces de vasières et d'herbus ont été réduites par les poldérisations. Dans le marais du sud (Fig. 7), les marais de la Baisse sont devenus un milieu lagunaire en cours de dessalement naturel du fait de l'isolement de ses eaux. Le caractère estuarien se maintient uniquement dans les secteurs dépendant de l'étier de Sallertaine, de celui de la Barre-de-Monts et de l'estuaire de la Vie.

3 — A — *LE MARAIS AUX 19ÈME ET 20ÈME SIÈCLE*

De la Restauration au Second Empire, les poldérisations reprennent. Au nord, les grands polders de St-Céran (1830-1852), de la Coupelase (1860), etc... unissent l'île de Bouin aux marais de Bourgneuf et des Moutiers, tandis que les polders des Champs (1852) et du Dain (1852-1964) agrandissent cette île à l'ouest et à l'est. Toutefois divers raz de marée contrarient ces entreprises, à la fin du 19ème siècle notam-

ment, retardant le processus de conquête. Ainsi, en 1940 certains polders de l'ouest de l'île de Bouin sont submergés. Ils seront reconquis en 1963 ; c'est la dernière œuvre de poldérisation effectuée. Depuis la dernière guerre, une nouvelle activité se développe en bordure de la baie : la conchyliculture. Au départ limitée aux moules et aux huîtres, elle s'est récemment diversifiée et modernisée. Cette activité économique de première importance actuellement pour la baie de Bourgneuf réutilise une partie de certains polders (installation de bassins ou «claires» sur écoles). Dans leur ensemble, les polders restent gérés individuellement et séparément du reste du marais.

Le déclin des ports, repoussés en bordure de mer par l'envasement, les progrès techniques et une intervention importante de l'État permettent au 19ème siècle la réalisation d'ouvrages hydrauliques proches de la mer et importants pour l'époque. L'un des principaux rôles de ces «vannages à la mer» est de contribuer au dévasement des ports. Ils fonctionnent alors en libérant brutalement à marée basse une grande quantité d'eau retenue à l'amont dans leur «bassin de chasse». DINGLER, en 1883, répertorie ces «écluses de chasse». Au Nord, tous les étiers sont barrés par des écluses à leur débouché en mer, par exemple au Collet en 1881 (Fig. 4, 1). Enclavé dans les terres, Port-la-Roche (Fig. 4, 2) perd sa fonction portuaire maritime. L'étier de la Gravelle est vanné en 1864 (Fig. 4, 3) et l'étier du Milieu en 1830 (Fig. 4, 4). Le Dain et le débouché du Falleron sont désormais entièrement canalisés. Au sud, sur le Grand Etier de Sallertaine, deux écluses, celle du Grand-Pont (Fig. 8, 1) à l'aval et celle de la Niole à l'amont (Fig. 8, 2), délimitent un bassin de chasse. De même une écluse de chasse est implantée au Pont Neuf (Fig. 8, 3) en 1842, tandis que l'étier est redressé et qu'une autre écluse (le «nouveau Porteau», 1860) empêche la remontée d'eau salée dans le canal du Perrier (Fig. 8, 4). Tout à fait au sud, sur le Ligneron, l'écluse des Rouches (Fig. 8, 5) bloque également la remontée de la marée. Dans ce secteur trois autres vannages (les deux Portes de Soullans et la Porte du marais de St-Hilaire) (Fig. 8, 6 et 7) contrôlent les évacuations d'eau douce vers le Ligneron puis vers la Vie. La fonction du canal des Barbonnières reste inchangée. Au 20ème siècle, les ports de la baie perdent définitivement leur rôle commercial. Le secteur aval des étiers sert actuellement d'abri aux petits bateaux de pêche et à ceux des conchyliculteurs.

La réalisation de «vannages à la mer», à l'aval des prises d'eau marine pour les marais salants, a nécessité la mise en place d'une gestion nouvelle sous forme «d'envois de marées». Celle-ci se pratique encore actuellement au cours de la «gestion estivale» que nous décrirons dans le second chapitre. Ce type de gestion a permis de maintenir la saliculture qui, pour des raisons économiques, déclinait au cours du 19ème siècle et au début du 20ème. Cette activité est pratiquement abandonnée depuis 1950-1960.

Au début du 19ème siècle, le fond du marais (marais doux) connaît encore des inondations prolongées sur de grandes étendues. Ce problème n'a évolué que très lentement, car les Syndicats de marais refusaient souvent de s'entraider. Néanmoins, on assiste progressivement à un cloisonnement du marais par de nouvelles écluses, visant à concilier drainage et soutien d'étiage. Les Syndicats de marais codifiés par une réglementation précise, notamment la Loi du 21 juin 1865 (TALUREAU, 1965), assurent la gestion globale et l'entretien des grands axes hydrauliques. Les initiatives des grands travaux sont souvent repoussées ou freinées par les collectivités locales. Jusqu'à la deuxième guerre mondiale, pour des raisons financières et techniques, les intervenants sur l'hydraulique sont de trois ordres : — le pouvoir de la profession agricole (Syndicats de marais, Chambre d'Agriculture) ; — le pouvoir des Administrations et de leurs services techniques (Travaux publics, Equipement maritime, Génie rural) ; — le pouvoir politique (élus locaux, conseillers généraux, parlementaires). En agriculture, Génie rural puis D.D.A. élaborent des plans d'aménagement au titre d'un vaste projet d'ensemble sur les «Marais de l'Ouest» (TALUREAU, 1965). Deux buts sont visés. Le premier est une lutte de plus en plus poussée contre les inondations, avec la relance de projets après chaque grande crue (1912, 1914, 1936, etc...). La multiplication des vannages internes tente de maintenir le niveau voulu en créant des étages hydrauliques. Après la dernière guerre mondiale, des unions de syndicats de marais se sont formées pour réaliser les changements nécessités par l'évolution de l'agriculture et par le développement de l'ostréiculture et du tourisme. Des procédés nouveaux sont mis en oeuvre, telles des pompes d'évacuation hivernale ou encore l'amenée d'eau douce en provenance de la Loire en été. Par ailleurs, dans certains secteurs, la pratique d'une gestion «en eau salée» est abandonnée au profit d'une gestion «en eau douce»

Dans le marais du nord, nous avons vu que le comblement a repoussé les débouchés en mer et ainsi Port-la-Roche s'est enfoncé dans les terres et est devenu un noeud hydraulique important contrôlant les anciennes voies de remontée de l'eau salée vers Machecoul. Jusqu'à la dernière guerre mondiale, les «envois de marées» se maintiennent presque partout où la saliculture a existé. Depuis 1960 les activités agricoles, dans ce marais du nord et sur ses marges, ont suscité d'importants travaux pour évacuer au plus vite les crues et raccourcir au maximum les périodes d'inondation. Même dans les zones les plus basses, les axes hydrauliques sont recalibrés. L'écluse du Fresne (Fig. 5, 1) est construite en 1961. Vers 1970, la pompe de la Frette (Fig. 5, 2) est mise en service pour élever les eaux pluviales qui s'accumulent dans le polder du Dain. De même en 1972, une vis-sans-fin est installée au Collet pour évacuer l'eau douce, même à marée haute. Parallèlement, depuis 1961, le marais est alimenté en été à partir du bassin de la Loire par un canal reliant le Falleron et le Tenu près de Machecoul. Ce canal reprend le projet inachevé au siècle précédent. Ceci permet de maintenir l'eau à une cote de 1,8 à 2 m N.G.F., depuis la bordure est du marais jusqu'à l'écluse des Brelles (Fig. 5, 3) près de Beauvoir-sur-Mer. Cet apport d'eau douce sert en fait surtout aux cultures maraîchères des marges nord-est du marais.

Dans le marais du sud, la mise en place d'ouvrages supplémentaires permet aussi de mieux régler les niveaux d'eau. L'étier du Pont-Angelier est creusé, l'écluse de la Croix-Givrand (Fig. 9, 1) est construite en 1973. Elle marque la limite locale de remontée des eaux marines. Sur le Ligneron, la «double porte» de Notre-Dame-de-Riez (Fig. 9, 2) s'oppose depuis 1938 à l'avancée de la marée, elle contrôle également l'évacuation des eaux de Soullans et de St-Hilaire-de-Riez. En 1974, les mouvements de marées sont contenus encore plus en aval par le grand barrage des Vallées sur la Vie (Fig. 9, 3).

3 — B — *ASPECTS HYDROBIOLOGIQUES*

Aux 19ème et 20ème siècles, la confection de digues et de polders apporte des limites nettes entre la baie et le marais entièrement aménagé et vanné, qui ne comporte plus que de minuscules zones de vasières nues (slikke) ou de schorres (Fig. 4 et 5). Malgré les «vannages à la mer», les influences marines persistent essentiellement grâce à la saliculture qui cependant régresse. Ainsi, en 1900, ces influences s'étendent encore sur une grande partie du marais (Fig. 4). Ce maintien des envois de marées estivaux entretient une faune euryhaline à caractère estuarien ou lagunaire. Certains bassins à sel sont convertis en bassins à poissons. Ce réseau d'eaux saumâtres permet, de plus, une délimitation des parcelles et une prati-

que de la pêche traditionnelle. Mais, il est certain que beaucoup de salines n'ont plus été entretenues (CLÉMENT, 1987). D'autres ont subi individuellement une gestion différente, si bien que le paysage de marais salants a progressivement évolué et s'est diversifié malgré la persistance de la «gestion en eau salée». Les marais de l'ancienne île de Boun restent les plus salés car, là, seules les eaux météoriques viennent adoucir étiers et bassins en hiver. La faune euryhaline y sera donc mieux préservée. Ailleurs en hiver, surtout depuis les années 1960, la quantité d'eau douce évacuée par les grands canaux isole alors les bassins saumâtres qui se dessalent donc progressivement jusqu'au premier envoi de marée.

Hors zone salicole et vers le fond du marais, les écrits du début du 19ème siècle témoignent que des inondations prolongées de 6 à 7 mois ou plus sont parfaitement tolérées par les habitants. En effet, ceux-ci craignent de voir se dessécher leurs pacages en été et prêtent un rôle fertilisant aux inondations. Cette situation se prolonge en se modifiant légèrement, jusque vers les années 1950-1960. Ensuite, les aménagements hydrauliques des «Plans agricoles» poussent au drainage pour éviter toute inondation des terres (quelques jours à 15 jours maximum). Les conceptions «modernes» en matière de cultures vont plus loin en demandant aussi un drainage précoce au printemps pour le développement radiculaire des végétaux. Il en résulte une aggravation de la précocité et de la durée des sécheresses estivales. Pour compenser ce déficit saisonnier, des apports d'eau douce en provenance de la Loire arrivent à Machecoul et irriguent une grande partie du marais du nord. Il est probable qu'ils soient à l'origine d'introduction d'espèces aquatiques et de leur progression dans ce marais : cas du Bivalve *Dreissena polymorpha* et de la crevette *Atyaephyra desmaresti*. Il faut bien remarquer que l'extension du domaine dulçaquicole s'est brutalement accélérée depuis les années 60 dans ce marais du nord. Par ailleurs, les remontées d'eau saumâtre y demeurent limitées du fait du niveau d'eau douce maintenu artificiellement à une cote estivale élevée. Dans le marais du sud, la multiplication des écluses (Fig. 6 et 9) a permis là aussi une compartimentation estivale du marais. Mais, en comparaison avec le marais du nord, le recul des secteurs estuariens est moindre et il n'y a pas d'apport artificiel estival d'eau douce.

Les milieux aquatiques, autrefois diversifiés et soumis à de fortes variations saisonnières, ont tendance à se trouver regroupés en deux catégories qui coexistent en limitant leurs échanges hydrauliques et hydrobiologiques. Cependant toute la zone «gérée en eau salée» a, du fait de sa vocation aquacole, une sensibilité particulière à la qualité des eaux évacuées vers la baie et provenant du reste du marais ou des coteaux. Toutefois, l'ensemble des marais du sud connaît encore de fortes variations saisonnières et des gradients relativement marqués : myxohalinité des secteurs saumâtres et assèchement estival prononcé des milieux dulçaquicoles. C'est dans ce marais du sud que nous avons étudié un axe hydraulique encore soumis à une gestion traditionnelle et présentant un maximum de diversité biologique, ce qui nous permettra de mieux comprendre l'impact de l'évolution historique de la gestion et des aménagements sur les phénomènes hydrobiologiques.

II — PRINCIPES ET INCIDENCES DE LA GESTION HYDRAULIQUE ACTUELLE

1 — GESTION «NORMALE» : Cas de l'étier du Pont-Angelier

1 — A — *LE PRINCIPE DE LA GESTION* (Fig. 10)

Le Syndicat de marais détermine les périodes d'ouverture ou de fermeture des vannes en fonction des objectifs visés et des conditions ou prévisions météorologiques. L'ensemble des manoeuvres correspond à l'alternance des saisons et comporte deux phases séparées par de courtes transitions (GRUET et coll., sous presse). Pendant les périodes pluvieuses, l'hiver et le printemps, les vannes de l'intérieur du marais (V2 à la Croix Givrand) restent ouvertes. Le vannage à la mer (V1 au Pont Neuf) est levé à marée descendante pour évacuer l'eau douce. En été, le vannage V2 reste fermé pour maintenir un niveau d'eau douce suffisant à l'amont. Par contre, le vannage V1 est régulièrement ouvert aux grandes marées pour réalimenter la zone d'anciens marais salants : ce sont les «envois de marées». Cette période de «gestion estivale» est donc caractérisée par la séparation de l'étier en deux compartiments gérés différemment et à vocations opposées. Le bief compris entre V1 et V2 est rempli au maximum à chaque grande marée, d'avril ou mai jusqu'en septembre, pour compenser l'évaporation dans les bassins des marais salants. Actuellement, cette pratique est maintenue non plus pour la saliculture mais pour emplir les fossés et canaux qui servent ici de clôture aux parcelles ; ailleurs, cette gestion correspond aux besoins des conchyliculteurs et des pêcheurs (bassins à poissons).

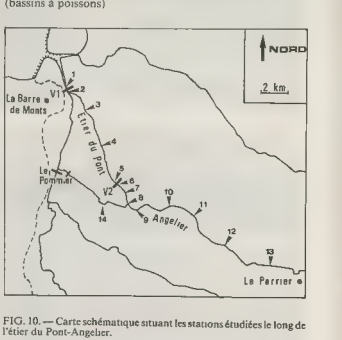


FIG. 10. — Carte schématique situant les stations étudiées le long de l'étier du Pont-Angelier.

1 — B — *LES RÉGIMES HYDROLOGIQUES*

Nous avons suivi l'évolution de la salinité des eaux de surface et de fond pour un certain nombre de stations le long

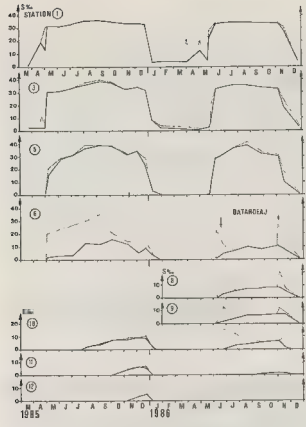


FIG. 11. — Variations de salinités de surface (**traits pleins**) et de fond (**pointillés**) en 1985 et 1986 le long de l'étier du Pont-Angelier (les stations sont situées sur la fig. 10).

de cet axe hydraulique (Fig. 10), de manière à dégager les caractéristiques des secteurs séparés par les vannages. Pour chaque station, nous avons également examiné les mouvements d'eaux effectués.

Dans le segment aval où joue librement la marée (station 1), la salinité (Fig. 11) est voisine de celle qui existe dans la baie ; en hiver, elle chute brutalement pendant les évacuations d'eau douce. Entre les vannages V1 et V2, les salinités sont également très faibles, pendant la «gestion hivernale» (stations 3 et 5). Au printemps, l'admission d'eau marine explique l'élévation rapide de la salinité à 30 pour mille. Au cours de l'été et de l'automne, une sursaure apparaît, atteignant presque 40 pour mille au fond. La «gestion estivale» se prolonge plus ou moins selon les années. Durant cette période, l'eau devrait rester douce à l'amont du vannage V2. En fait la salinité y augmente faiblement en surface et fortement au fond (station 6). Méconnue et sous évaluée par les exploitants du marais, cette progression régulière vers l'amont d'eau salée est entretenue par les fuites ou surverses à l'écluse V2 ; nous l'avons suivie en 1984 et 1985 (GRUET et coll., sous presse). Les stations 10, 11 et 12 subissent les conséquences de cette intrusion saline, avec un décalage dans le temps et avec des effets de plus en plus faibles. Le profil longitudinal établi le 23 décembre 1985 (Fig. 12) montre que, avant l'arrivée des pluies, cette dilution des eaux salées se propage à plus de 7 km à l'amont du vannage V2. Ce phénomène n'est pas isolé, nous l'avons mis en évidence sur d'autres axes hydrauliques (GRUET et coll., sous presse). Le vannage de la Croix Givrand V2, bien que maintenu fermé en été, n'isole pas parfaitement le secteur amont de l'étier du Pont-Angelier.

Le tableau I présente les caractéristiques des différents segments hydrographiques qui constituent l'étier du Pont-Angelier. A l'aval de V1, l'étier est endigué latéralement et la marée joue librement ; les eaux douces évacuées saisonnièrement sont mélangées à celles de la baie, à la faveur du flux et du reflux de la marée. Ce premier secteur, appelé étier de la Barre-de-Monts, présente donc un caractère estuarien. Entre

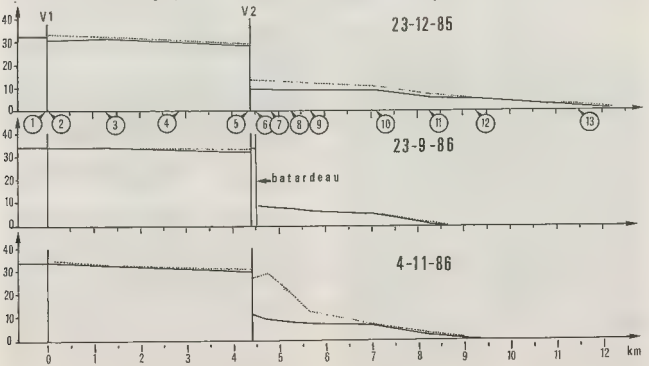


FIG. 12. — Présentation, sur des profils longitudinaux, des salinités de surface (**traits pleins**) et de fond (**pointillés**) le long de l'etier du Pont-Angelier, le 23-12-85, le 32-09-86 avec un bâtardeau et le 4-11-86 ; les stations sont échelonnées sur l'axe des abscisses.

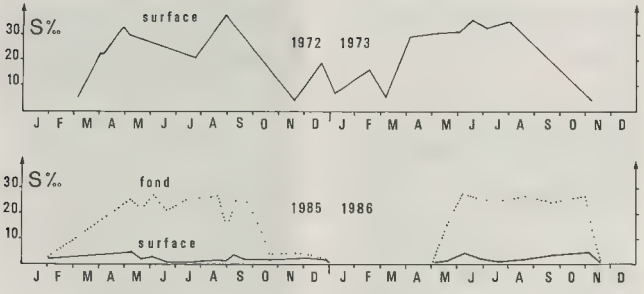


FIG. 13. — Évolution des salinités dans le Dain à 400 m à l'amont du vannage des Brelles 1972 et 73 — «gestion en eau salée» : 1985-86 = «gestion en eau douce». Les salinités de fond n'ont été mesurées que pendant les deux dernières années.

les vannages V1 et V2, l'étier du Pont-Angelier est large de manière à accueillir un maximum d'eau : ce «bassin de chasse» constitue également un «bassin de garde» qui accumule des eaux hivernales entre deux marées basses. En été, les envois de marées (pendant les vives eaux), les fuites du vannage V1 et les prises ou rejets des anciennes structures salicoles (fossés, bassins) assurent un certain brassage et un renouvellement régulier des eaux : les périodes de relative stagnation durent une douzaine de jours. Le niveau des eaux varie selon une amplitude de 1,5 à 2 mètres. Ce segment présente donc en été un caractère estuarien dominant (marnage, échanges avec la baie) alternant avec un caractère lagunaire (eaux saumâtres plus ou moins stagnantes). Le passage à la «gestion hivernale» (hydrodynamisme, dessalement) fait disparaître ce caractère lagunaire, tandis que les caractéristiques estuariennes (hydrodynamisme, marnage) sont modifiées en ce sens qu'il n'y a plus d'échanges avec la baie, mais seulement écoulement vers la baie (rôle du vannage V1). Le prolongement de l'étier en amont de V2 est caractérisé, en période sèche, par une stagnation des eaux dont le niveau pendant l'été et l'automne peut actuellement s'abaisser de 60 à 80 centimètres ; de nombreux fossés latéraux sont alors à sec. Cette situation crée une dénivellation importante de part et d'autre du vannage V2 et favorise le passage de l'eau salée, dont le niveau est nettement plus élevé. Tout le secteur saumâtre (oligohalin à mésohalin, selon les années) qui se situe à l'amont de V2 présente un caractère lagunaire ; il est séparé du domaine limnique par une zone de transition qui recule en même temps que progresse le front de salinité. Peu après le commencement des pluies d'automne ou d'hiver, un ruissellement d'eau douce descendant des coteaux se rétablit, jusqu'à la fin de la période de «gestion hivernale».

La comparaison des courbes de salinité (Fig. 11) montre que, le long de cet étier, le régime hivernal se met brutalement en place, partout au même moment. Alors que la gestion découpe théoriquement trois segments hydrauliques (marin, saumâtre et doux), l'hydrologie présente en fait un gradient de salinités, variable suivant les années et suivant les saisons.

1 — C — *LES INCIDENCES BIOLOGIQUES* (Tableau II)

Des variations saisonnières des régimes hydrologiques découlent des gradients de répartition pour les espèces aquatiques fixées ou peu mobiles. Il en résulte aussi des déplacements saisonniers pour les espèces mobiles avec parfois des mortalités massives et brutales. La zonation biologique que nous avons précédemment étudiée porte aussi bien sur les principaux axes hydrauliques (MAILLARD et coll., sous presse) que sur le réseau secondaire de fossés et de bassins (BAUDET et coll., 1987. Le tableau II présente la succession des principaux peuplements (macrophytes et macrofaune aquatiques) rencontrés le long de l'étier du Pont-Angelier. La zone estuarienne, à l'aval du vannage V1, est constamment soumise à l'influence des marées. Les peuplements y sont assez comparables à ceux des estrans de la baie. La zone gérée «en eau salée» est caractérisée par des peuple-

TABLEAU I

Caractéristiques hydrodynamiques et régimes des salinités dans les différents segments de l'étier du Pont-Angelier

Axe hydraulique	Segment hydrographique	Mouvements d'eau		Salinités (système de Venise (1958))		Caractère
Étier de la Barre-de-Monts	Segment A (aval de V_1)	Toute l'année : libre régime des marées — marnage en vive-eau : 6 mètres — marnage en morte-eau : 2, 3 mètres — Cote : de -3 à +3 m N.G.F.		— Poly-euhalin en gestion estivale — Nette dessalure du jusant en hiver		Estuarien
	V_1 : vanne à la mer	ÉTÉ : ouverture périodiquement pour «envois de marées»	HIVER : ouverte périodiquement pour évacuation d'eau «douce»			
Étier du Pont-Angelier	Segment B	Envois de marées (3 à 4 jours tous les 15 j) — Amplitude : 1,5 à 2 mètres — Côte : jusqu'à 2,6 m NGF — + ou — stagnant entre les envois de marées	Évacuation des eaux lors des basses mers — Lente remontée selon pluviométrie — Amplitude : 1 à 1,2 mètres — Côte : jusqu'à 1,8 à 2 m NGF à l'aval	ÉTÉ Poly-euhalin et légèrement hyperhalin par périodes	HIVER dulcicole à oligohalin	Estuarien et lagunaire
	V_2 : vanne de la Croix-Givrand	ÉTÉ : reste fermée sauf exceptions	HIVER : reste ouverte			
Étier du Pont-Angelier (prolongement)	Segment C (amont de V_2)	— Stagnation des eaux — Lente descente de 60 m 80 cm sur 4 à 5 mois — Cote : de 0,8 m NGF à -0,5 m NGF	— Évacuation des eaux — Amplitude de quelques décimètres, selon la pluviométrie — Cote de 1,1 m NGF indique le début de crue	ÉTÉ oligohalin à mésohalin (selon les années)	HIVER dulcicole	LAGUNAIRE passage progressif à
				dulcicole	dulcicole	Limnique

TABLEAU II

Tableau de répartition des macrophytes et de la macrofaune aquatiques, le long de l'étier du Pont-Angelier

Segment hydrographique	Caractère	Espèces Benthiques	Espèces mobiles
Segment A (aval de V_1)	Estuarien	*(Fucus),Nereis succinea, N. diversicolor, Littorina littorea, Hydrobia ulvae, Cardium edule, Scrobicularia plana, Corophium volutator, Sphaeroma rugicauda, Crangon crangon, Carcinus maenas.* HIVER : espèces limniques en dérive (Limnées, Physes)	Crustacés : Mysicadés, *Crangon crangon, Palaemonetes varians, Palaemon spp.* — Poissons : Sprat, *Syngnathus rostellatus,* Epinoche, Anguille, *Mugil spp.,* Athérine, Motelle, Bar, Dorade, *Gobius spp.,* Flet, Sole...
V_1 : Vannes du Pont Neuf			
Segment B	Estuarien et lagunaire	*(Ruppia), Nereis diversicolor, Ficopomatus enigmaticus, Littorina littorea, Hydrobia ulvae, Sphaeroma hookeri, Carcinus maenas.* HIVER : apports limniques issus de C.	● Dominance : *Palaemonetes varians,* Epinoche, Anguille, *Gobius spp , Syngnathus rostellatus* ● Plus saisonniers : *Crangon crangon, Mugil spp.,* Athérine, Motelle, Bar, Daurade, Flet. ● HIVER : Poissons d'eau douce issus de C.
V_2 : Vanne de la Croix Givrand			
Segment C (amont de V_2)	Lagunaire	— Herbier à *Potamogeton : Ficopomatus enigmaticus, Conopeum seurati, Victorella pavida, Sphaeroma hookeri*	● Dominance : Epinoche, Anguille et poissons d'eau douce (Carpe et Brême surtout).
	passage progressif à	— Herbier à *Ceratophyllum : Physa acuta, Limnaea peregra,* Naucores, larves d'Agrions...	● Occasionnels : Mulet, Flet. ● En limite de répartition : *Palaemonetes varians*
	Limnique	Herbiers à *Ceratophyllum,* à *Myriophyllum,* à *Elodea* : Spongillidés, Sangsues, *Hydrobia jenkinsi Physa acuta, P. fontinalis, Limnaea peregra, L. stagnalis, L. palustris, Planorbis corneus, Bithynia tentaculata, B. leachi, Plumatella sp., Asellus sp., Gammarus pulex.*	Anguille, Carpe, Brême, Tanche, Gardon, Rotengle, Epinoche, Perche-Soleil, Brochet.

PHOTO 1 — L'ancien vannage du Boursaud (secteur dernier) a été reconstruit en 1987. PHOTO 2 — Côte aval du vannage du Pont Neuf, vu à basse mer (étier du Pont Angelier). PHOTO 3 — Petite vanne dans un ancien secteur salicole, sur le Dain et près du vannage des Brelles. PHOTO 4 — Bâtardeau en terre établi pour l'été 1986 juste au sud du vannage du Pommier. PHOTO 5 — Poissons d'eau douce (carpes, brèmes...) morts, suite aux premiers « envois de marée » de l'été 1986 (La Croix-Givrand). PHOTO 6 — Lors de l'avancée exceptionnelles des eaux salées (été 1944) des *Pomatoceros*, Polychètes Serpulidés marins, se sont développés dans le marais saumâtre. Les tubes subsistent encore sous divers vieux ponts comme au Pommier.

Photo Y. GRUET et J. BAUDET

ments d'eaux saumâtres. A l'amont de V2, nous avons défini un secteur sub-saumâtre, où migrent en été certaines espèces d'eaux saumâtres tolérant le dessalement comme la crevette *Palaemonetes varians* et où peuvent se développer et même se maintenir en hiver certaines espèces comme la mercièrelle, *Ficopomatus enigmaticus* (Polychètes, Serpulidés). Ce dernier secteur comporte tous les stades intermédiaires entre le secteur saumâtre et le domaine limnique. Au fur et à mesure de l'avancée estivale du sel, sont éliminées les espèces d'eau douce peu tolérantes comme *Limnaea stagnalis*, tandis que se maintiennent plus longtemps *Physa acuta* et *Limnaea peregra*, connues pour supporter un certain taux de salinité (DOREY et coll., 1973). Les herbiers de *Ceraphyllum* et *Myrophyllum* sont progressivement détruits, ils libèrent une grande quantité de matière organique, ce qui aggrave l'eutrophisation de ces eaux

Trois invertébrés d'origine marine, mais rarement présents en milieu marin ouvert, sont largement répartis dans les secteurs à caractère lagunaire de cet axe hydraulique et plus généralement dans le marais du sud. Les deux crustacés mobiles *Palaemonetes varians* et *Sphaeroma hookeri* sont susceptibles de déplacements notables et peuvent suivre les mouvements des eaux. *P. varians* au cours de son développement migre entre la zone estuarienne et les secteurs les plus dessalés (cf ALLIOT, 1984). Par contre la mercièrelle est fixée et forme des colonies parfois denses ; mais du fait de son développement larvaire planctonique, elle peut élargir sa répartition en fonction des mouvements d'eau salée qui surviennent pendant la période de reproduction. Parmi les poissons, l'épinoche et l'anguille sont omniprésentes dans ce marais dont elles supportent bien les variations de salinités. Ce sont les deux espèces piscicoles les mieux adaptées à ce régime.

Entre les périodes relativement stables de gestions estivale et hivernale, le changement de régime est très brutal. A la fin du printemps ou en début d'été, les premiers envois de marée sont accompagnés de la fermeture du vannage V2 : la faune d'eau douce est donc piégée et condamnée dans le segment B. Suite au choc physiologique créé par la forte élévation de salinité, surviennent des mortalités massives de poissons : carpes, gardons, brèmes. Par ailleurs ce vannage peut limiter la remontée vers l'eau douce de jeunes flets *Platichthys flesus* (cf. MASSON, 1984) et de jeunes anguilles. A l'inverse, au début de la gestion hivernale, la faune mobile d'origine marine peut suivre les courants d'évacuation vers la mer, mais les espèces fixées meurent ou résistent sur place, l'action du dessalement paraissant atténuée par la baisse de température et la diminution d'activité physiologique des organismes concernés (hivernage). La faune lagunaire du marais résiste, mais lors des hivers rigoureux lorsque les eaux sont très basses, certaines espèces peuvent être décimées par le gel. Ce fut le cas pour la mercièrelle ces trois derniers hivers particulièrement froids (surtout 84-85 et 86-87). La gestion hydraulique est ici en cause, non pas par le bais des salinités mais par celui du niveau d'exondation imposé au milieu aquatique. En conséquence, dans tout le réseau hydraulique du marais une zonation se rétablit tous les étés (Fig. 5 et 9). Selon le taux atteint par la salinité et sa durée, les peuplements sont plus ou moins affectés, d'où l'intérêt de l'analyse de la répartition des espèces les plus représentatives.

2 — MODIFICATIONS LOCALES DE LA GESTION

En complément à cette étude de la gestion actuelle nous avons examiné trois cas de modifications de gestion hydraulique, ce qui nous aide à mieux comprendre le passé.

2 — A — *ADMISSION EXCEPTIONNELLE D'EAU MARINE ET MAINTIEN D'UN NIVEAU TRÈS ÉLEVÉ*

Lors de la dernière guerre, sur ordre de l'occupant, tout le marais situé à l'ouest de la route de Beauvoir-sur-mer à St-Jean-de-Monts a été «géré» exceptionnellement. Pendant une partie de l'année 1944, le niveau a été maintenu très haut dans les étiers par admission répétée d'eau salée. Malgré l'absence de témoignages précis sur les conditions hydrologiques créées par cette intervention, divers indices biologiques sont exploitables. En effet, sous des vieux ponts, nous avons relevé des traces d'anneaux marins fixés : bases de *Balanus perforatus*, tubes du Polychète *Pomatoceros* et restes de colonies de Bryozoaires encroûtants. Leur niveau d'implantation (jusqu'à + 1 m N.G.F.) et leurs tailles indiquent que le niveau a été maintenu localement au moins entre + 1,1 m et + 1,5 m N.G.F. pendant plusieurs mois de l'été. Actuellement dans ces canaux le niveau varie entre + 0,1 et + 0,8 m N.G.F. et l'on considère (SOGREAH, 1980) que les crues commencent à partir de + 1,1 m N.G.F. Il faut ajouter que des témoignages rapportent que des seiches ont été pêchées dans le marais en 1944.

2 — B — *PASSAGE D'UNE GESTION «EN EAU SALÉE» A UNE GESTION «EN EAU DOUCE»*

Dans le Dain, à l'amont du vannage des Brelles, au sud de l'île du Bouin (Fig 1, Vb), la gestion estivale «en eau salée» a été pratiquée jusqu'en 1974, les envois de marée atteignaient l'écluse du Gandrillon (Fig. 1, Vg). Sur la figure 13, en 1972-73, les salinités de surface apparaissent voisines de 30 pour mille en été, d'avril ou mai jusqu'en septembe ou octobre. Par contre en 1985-86, avec une gestion estivale modifiée et théoriquement «en eau douce», les salinités de surface ne dépassent pas 5 pour mille tandis qu'au fond elles s'élèvent fortement. Cette stratification haline est constante en 1985-86 sur une profondeur de 1,6 m à cet endroit, situé à quatre cent mètres en amont du vannage des Brelles. La figure 14 donne une idée de cette stratification. La présence actuelle d'eau saumâtre dans ce secteur est liée en partie à des passages d'eau salée au vannage ; mais, dans le Dain peuvent aussi se déverser sporadiquement quelques anciens marais salants. Cette eau salée se trouve piégée dans l'étier, s'accumule au fond et se dilue mal, faute d'hydrodynamisme.

Ce dessalement superficiel consécutif au changement de gestion a entraîné la disparition des halophytes, telles les salicornes, puis les obiones et finalement les soudes. Quant à la faune aquatique, elle est désormais constituée d'un mélange d'espèces d'eau douce résistant à une faible salinité et d'espèce saumâtres tolérantes comme *Palaemonetes varians*. Par ailleurs, la mercièrelle s'y développe ; elle progresse vers le nord depuis quelques années, en provenance de l'étier de Sallertaine, au sud des marais de Beauvoir. Comme dans le secteur sub-saumâtre de l'étier du Pont-Angelier, nous avons noté ici que la stagnation des eaux et l'avancée profonde d'eau salée accentuent les phénomènes d'eutrophisation : déficits en oxygène dissous et apparition «d'eaux colorées» en liaison avec la prolifération de certains micro-organismes. Il en résulte un appauvrissement de la macrofaune de ces secteurs.

2 — C — *BARRAGES TEMPORAIRES DESTINÉS A SÉPARER LES COMPARTIMENTS SAUMÂTRES ET DOUX*

Nous avons mis en évidence le passage d'eau saumâtre à l'amont des vannages destinés à arrêter les «envois de marées». Par exemple en amont du vannage des Brelles et en amont de celui de la Croix-Givrand, nous avons vu qu'un front de salinité remonte, en progressant par le fond. Dans un troisième cas, au lieu-dit «Le Sud» (Fig. 1, L.S.) dans le Dain à deux kilomètres à l'amont du vannage du Fresne, la stratification haline est telle que les eaux superficielles restent douces alors qu'à 2,1 m de profondeur elles atteignent une salinité de 10 pour mille (Fig. 14).

Suite à nos observations, en 1986, un Syndicat de marais a décidé de limiter cette remontée d'eau salée dans les secteurs gérés en eau douce. Dans ce but, des barrages en terre (bâtardeaux) ont été provisoirement établis à l'amont des vannages. Pour être efficaces de tels barrages doivent être réalisés avant que le front de salinité n'ait dépassé leur emplacement. Ils doivent être étanches et suffisamment élevés, ce qui fut le cas pour deux de ces bâtardeaux. Par contre, celui de la Croix-Givrand (à l'amont de V2) n'a pas joué pleinement son rôle pour les raisons suivantes. L'implantation de ce barrage, le 21 juin 1986, a eu lieu alors que les stations situées en amont (6, 8, 9 et 10) étaient déjà atteintes par les eaux salées, au moins sur le fond (Fig. 11). De plus, un peu d'eau saumâtre a franchi cet obstacle par surverse. Au cours de l'été, cette eau saumâtre s'est diluée et a progressé jusqu'à la station 11, s'étendant alors sur 4 km (Fig. 12, 23.9.86). En prévision de la période pluvieuse et pour permettre la gestion hivernale, ce bâtardeau a été enlevé le 3 novembre 1986. Comme la sécheresse s'est prolongée, le vannage V2, resté seul, a alors laissé s'infiltrer de l'eau saumâtre d'autant plus que le niveau était très bas à l'amont. Il s'en est suivi une nouvelle progression du front de salinité (Fig. 12, 4.11.1986).

Pour ce cas, nous avons détaillé les variations verticales de salinité à quatre stations situées à l'amont de V2 (Fig. 15, stations 8, 9, 10 et 14). A la fin du mois de mai, l'eau est douce dans tous les cas. Le 26 juin pour les quatre stations, la salinité est beaucoup plus faible en surface qu'au fond où elle dépasse 10 pour mille. Cette stratification disparaît rapidement en juillet pour les stations 8, 9, et 14 et plus tardivement au point 10 qui est plus éloigné. En septembre, les masses d'eaux douce et salée se sont mélangées : il n'y a plus de stratification haline. Avec la suppression du bâtardeau, au début de novembre, une nouvelle stratification se met en place (4 et 17 nov.).

Le phénomène mis en évidence est la création et l'entretien d'une stratification haline. L'origine de cette stratification est due à un passage d'eau salée au niveau de la vanne fermée. Elle est entretenue par les envois périodiques de la marée dans le compartiment aval. Cette eau plus dense progresse par le fond et se mélange mal dans ces milieux peu agités. Lorsque cesse ce passage, la stratification s'atténue, puis disparaît, tandis que se ralentit la progression d'eau saumâtre dans le domaine limnique.

CONCLUSIONS

Nous pouvons résumer l'évolution historique de la gestion hydraulique et de ses conséquences hydrologiques en quelques étapes schématiques. 1 — Au premier stade, les facteurs du milieu agissent seuls, l'action des marées interférant avec les apports d'eau douce du continent, en créant des faciès estuariens et saumâtres (Fig. 16, A). La première série

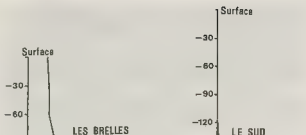


FIG. 14. — Exemples de stratifications halines en deux stations du Dain

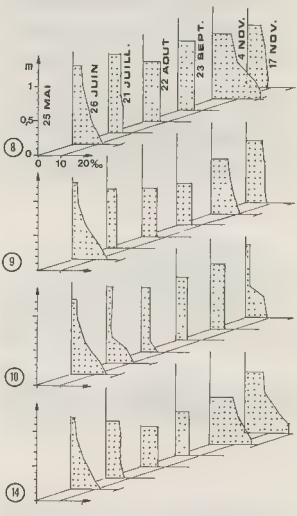


FIG 15. — Évolution des salinités en fonction de la profondeur (ordonnées) et du temps (abscisses) pour les stations 8, 9, 10 et 14, situées sur la figure 10

d'interventions humaines comporte des endiguements, des creusements de canaux, visant à améliorer l'écoulement des eaux localement ainsi que leur retenue éventuelle (barrages en terre, avec ou sans surverse) ; 2 — Des vannages ont remplacé ces bâtardeaux. Les premiers ont été construits sur des étiers de faible taille, contrôlant de petits secteurs salicoles ou limitant la remontée d'eau salée (Fig. 16, B) ; 3 —Le déplacement des ports vers la mer et les progrès techniques ont permis de construire d'importants « vannages à la mer» (Fig. 16, C). Les grandes zones salicoles étant alors comprises entre deux écluses, il a été nécessaire de mettre en place une gestion estivale en eau marine pour alimenter les salines, ce qui s'ajoute à la fonction hivernale d'écluse «de chasse» ; 4 — Pour les besoins de l'agriculture, le réseau du marais doux est compartimenté par des vannages supplémentaires qui permettent l'établissement d'étages hydrauliques (Fig 16, D). Sur l'ensemble du réseau des redressements d'axes d'écoulement constituent un type supplémentaire de réaménagement.

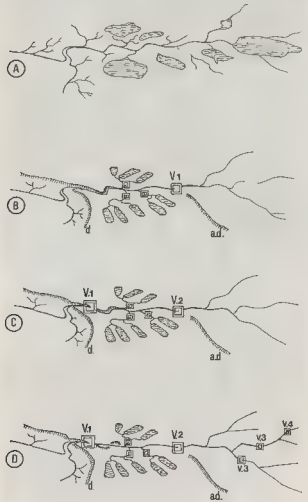


FIG. 16. — Évolution schematique de la gestion hydraulique le long d'un axe hydraulique traversant le marais. A : état primitif ; B : après la mise en place d'une gestion estivale pour l'ensemble des marais salants ; D : étape récente avec aménagements dans le marais doux (vannages = carrés ; digue = d ; ancienne digue = a.d. ; vannage à la mer = VI)

En outre, la conception de la gestion hydraulique a évolué : partant d'intérêts et de moyens très localisés (paroisses ou communes souvent opposées), elle s'est élargie peu à peu avec les Syndicats de marais, puis avec leurs regroupements en unions. Soulignons le fait que les Syndicats de marais regroupent souvent plusieurs communes ou portions de communes en privilégiant les aspects hydrauliques par rapport aux autres considérations administratives. D'ailleurs les limites des Syndicats actuels ou des unions se calquent assez fidèlement sur les contours des ensembles hydrauliques.

Du point de vue hydrobiologique, l'extrême diversité des milieux explique la richesse biologique de l'ensemble du marais. En effet, au cloisonnement théorique découlant de la gestion des vannages se superposent des gradients hydrobiologiques très variés présentant de nombreuses nuances. L'évolution historique de la gestion a conduit à la restriction de l'influence marine dans ces marais. Le recul des zones saumâtres aux dépens des surfaces gérées en eau douce est nettement plus marqué dans le nord que dans le sud où la gestion reste plus traditionnelle. Nous avons par ailleurs signalé l'introduction d'espèces nouvelles par les apports d'eau douce en provenance de la Loire.

La vie dans le marais reste encore dominée par ses caractéristiques morphologiques de marais littoral exposé à la fois à l'envahissement par la mer et aux inondations venant des bassins versants. Le paradoxe souligné par TALUREAU, à savoir l'alternance saisonnière : excès d'eau (inondations) et déficit (étiage) est encore accentué par la gestion actuelle quant à la sécheresse estivale qu'elle favorise.

Si jusqu'ici le problème de l'eau a été abordé avant tout sous l'angle quantitatif, il ne faut pas pour autant en négliger la qualité physico-chimique et biologique. En hiver et au printemps, la qualité des eaux douces lâchées dans la baie présente des incidences mal connues sur les peuplements marins ; il en est de même des eaux évacuées après stagnation estivale dans le marais. Cette stagnation n'est pas suffisamment prise en compte au niveau du choix des gestions hydrauliques actuelles, qui tendent à allonger plutôt qu'à diminuer la durée de ce phénomène pourtant nuisible aux organismes aquatiques (certaines mortalités piscicoles). Enfin le marais reçoit, avec les eaux du coteau, des pollutions agricoles, industrielles et urbaines, dont les incidences mériteraient d'être évaluées et circonscrites. Toute étude ou aménagement ponctuel de ce marais passe par une nécessaire vue globale de l'ensemble hydrologique : bassin versant, marais et baie maritime

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLIOT (A.), 1984. — *Contribution à l'étude de milieux euryhalins : premières données sur la bio-écologie de Palaemonetes varians (Leach) dans les marais de Guérande et de Mesquer (L.A.).* Thèse 3ème cycle, Sciences de la Nature, Univ. Nantes, 162 p.

AUBIN (G.) & coll., 1982. — *La Vendée des origines à nos jours.* Collection d'Histoire par les documents. Éditions Bordessoules, Saint-Jean-d'Angely, 469 p.

BAUDET (J.), BOUZILLÉ (J B.), GODEAU (M.), GRUET (Y.) & MAILLARD (Y.), 1987. — Écologie du Marais Breton-Vendéen. Étude d'une unité hydrologique *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, **18**, 13-44.

BAUDRY (H.), 1986. — *L'Histoire de l'île de Boun de 911 à 1985.* Pinson édit., Les Sables d'Olonne, 163 p., 14 pl. h.t.

BOUZILLÉ (J B.), 1981. — La végétation du marais Breton (Vendée et Loire-Atl.). Aspects floristiques, écologiques et dynamiques. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, **12**, 30-56.

CAVOLEAU (J.A.), 1804. — *Annuaire statistique du département de la Vendée pour l'an 12*. 302 p. Revu et augmenté par A.D. de la Fontenelle de Vaudoré, 1844, Paris et Fontenay-le-Compte, 944 p.

CLÉMENT (O.), 1987. — Les marais de Bourgneuf et des Moutiers-en-Retz (Loire-Atlantique) : l'évolution d'une zone humide littorale. *Norois* 34 (133-135) 27-42.

DINGLER (M.), 1883. — *Notice sur les ports du Grand-Pont-de-Beauvoir et de la Barre-de-Monts. Ports maritimes de la France*. Ministère des Travaux Publics. Impr. Nationale, Paris, 24 p.

DOREY (A.E.), LITTLE (C.) & BARNES (R.S.K.), 1973. — An ecological study of the Swanpool, Falmouth. II — Hydrography and its relation to animal distributions. *Estuarine and coastal Mar. Sci.*, **1**, 153-176.

GAUTIER (F.), 1972. — *Phénomenes littoraux et protection des rivages sur le pourtour de la Baie de Bourgneuf. Étude geomorphologique*. Thèse 3ème cycle, Géographie, Univ. Rennes, 3 tomes.

GRUET (Y.), BAUDET (J.) & MAILLARD (Y.), sous presse. — Étude écologique du Marais breton-vendéen. I : Gestion hydraulique et variations de salinités. *Actes du Colloque International sur les milieux lagunaires*, Djerba, Tunisie, (déc. 1985)

GUILLOUX (F.), 1927. — *Histoire de la conquête du marais Breton-Vendéen et du port de Bourgneuf*. Impr. Nouvelliste de Bretagne, Rennes, 144 p.

LACROIX (L.), 1942. — *La Baye de Bretagne. Histoire de la Baie de Bourgneuf et de son littoral*. Luçon, Impr. Pacteau, 356 p.

LOPEZ (M.), 1982. — Loyaux. «La naissance d'une vicomté». *Bull. Soc. Études et de Recherches hist. du Pays de Retz*, 2, 11-17.

MAILLARD (Y.), GRUET (Y.) & BAUDET (J.), sous presse. — Étude écologique du marais breton-vendeen. II — Distribution de la macrofaune aquatique des grands canaux. *Actes du Colloque international sur les milieux lagunaires*, Djerba, Tunisie, (déc. 1985).

MASSON (G.), 1987. — *Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (Platichthys flesus flesus Linné. 1758), place au sein des réseaux trophiques*. Thèse Doct. Univ. Brest, 342 p.

MOUNÈS (J.), 1974. — *Le marais Breton et ses marges. Étude de géomorphologie et de sédimentologie*. Thèse Univ. Nantes, U.E.R. Géogr. et Aménagement regional, U.E.R. Sciences de la Nature, 425 p.

PAPY (L.), 1941. — *La côte atlantique de la Loire à la Gironde* Public. Univ. Bordeaux, Editions Delmas, 2 tomes, 638 p.

PINOT (J.P.), 1980 — Le Marais de Monts. *Cah. Nantais*, **18**, 7-17.

ROUSSEAU (J.), 1963. — *Beauvoir-sur-mer, ses ports, son château fort, ses monastères*. Luçon, Impr. Rezeau, 741 p.

ROUSSEAU (J.), 1967. — *Boum. «L'Isle au péril de la mer»*. Luçon, Impr. Rezeau, 364 p.

ROUSSEAU (J.), 1968 — *A travers le marais breton-vendéen*. Éditions St-Michel, St-Céneré, 328 p.

SOGRÉAH, 1979 — *Étude hydraulique des marais de l'Union de Saint-Jean-de-Monts et du bassin de la Vie*. Rapport de première phase. Ministère de l'Agriculture D.D.A. de Vendée, 32 p.

SOGRÉAH, 1980. — *Étude hydraulique des marais de l'Union de Saint-Jean-de-Monts et du bassin de la Vie*. Rapport de 2ème phase. Ministère de l'Agriculture. D.D.A. de Vendée, 23 p.

TALUREAU (R.), 1965 — *Marais de l'Ouest. Les grands aménagements régionaux*. Ministère de l'Agriculture. Direction générale du Génie Rural et de l'hydraulique agricole. Impr. Moderne, Nîmes, 181 p.

VERGER (F.), 1953. — La morphologie du Marais de Monts et de ses bordures. *Bull. Groupe Poitevin d'Études géogr.*, **6** (2), 29-44.

VERGER (F.), 1956. — *Le Marais de Monts. Essai sur la géographie d'un marais de la côte vendéenne*. Fontenay-le-Comte (Vendée), Impr. Lussaud, 59 p.

VERGER (F.), 1968 — *Marais et Wadden du littoral français*. Biscaye Frères, Bordeaux, 541 p.

VERGER (F.), 1978. — L'inondation du marais de Monts, en Vendee, d'apres les données Landsat 2 au 13 décembre 1976. *Photo-Interprétation*, 3 (1), 3 p.

ARCHIVES, CARTES ET PLANS

ARCHIVES DU SYNDICAT DES MARAIS DE SOULLANS ET DES ROUCHES ;

ARCHIVES DU SYNDICAT DES MARAIS DE SAINT-JEAN-DE-MONTS ET DE LA BARRE-DE-MONTS

ARCHIVES DU SYNDICAT DE MARAIS DE BEAUVOIR-SUR-MER, SAINT-GERVAIS ET SALLERTAINE.

MASSE (env. 1700) — «Carte des Costes du bas-Poitou et de la partie du pays d'Aunis et de Bretagne». Ech. 1/172 000. *Arch. Serv. Hist. Armée de terre*, Vincennes (J. 10, C. 1293 - 15).

MASSE (1705). — Carte du 5ème carré de la carte générale des côtes du Bas-Poitou, relative à la carte générale de France. Gravée et côtée sous le même n°5. *Arch. Dep. de Vendée*, La Roche-sur-Yon (1 Fi. 1-429), copie conforme de la carte de Masse).

CASSINI — Cartes non datées, rééditées par l'I.G.N. (date probable : vers 1785).

CARTES TOPOGRAPHIQUES ACTUELLES DE L'I.G.N.

* * *

Nous tenons à remercier vivement les divers organismes administrations, associations syndicales, municipalités, etc... qui nous ont aimablement donné accès aux archives et aux cadastres. Il nous faut citer plus particulièrement Messieurs JAUNET et BERTHOMÉ pour l'accès aux archives des Syndicats de marais et Messieurs ARTUS, BILLON et THIERY pour leurs renseignements.

En hommage à Jean Mounès, dont les travaux ont porté sur ce marais et sur la baie.

Bull. Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 457-473

LA CONSERVATION DU PATRIMOINE BIOLOGIQUE ET L'AMÉNAGEMENT TOURISTIQUE DE LA HAUTE MONTAGNE : APPLICATION AU VERSANT TARENTAISE DU MASSIF DE LA VANOISE*

par P. GENSAC

Département de Biologie-Ecologie, Université de Savoie, B.P. 1104 — 73011 CHAMBERY Cedex et Unité associée au CNRS n° 242 (Grenoble). Ecologie et Biogéographie des grands systèmes montagneux

MOTS-CLÉS : Patrimoine biologique - Rareté - Qualité du milieu - Vanoise septentrionale

KEY-WORDS : Biological heritage - Scarcity - Environmental quality - Northern part of the Vanoise mountain range.

RÉSUMÉ
(Travail de synthèse)

En s'appuyant sur une étude de la Vanoise septentrionale, les critères de valeur biologique d'un territoire à protéger sont dégagés à partir des inventaires et publications existants. La rareté des espèces présentes est utilisée en établissant une hiérarchie qui fait ressortir les sites les plus intéressants. La qualité des milieux est ensuite envisagée dans le cadre des séries de végétation.

SUMMARY
(Synthesis paper)

Conservation of biological heritage and turistical management in high mountains : an example in the northern part of the Vanoise mountain range (Alps, France)

Taking as a basis a survey of the northern part of the Vanoise mountain range, the biological criteria applying to an area to be protected are got from the existing inventories and publications. The scarcity of the different species present is used by establishing a hierarchy showing the most interesting sites. The environmental quality is then considered as applied to the series of vegetation.

La haute montagne européenne est le siège d'un conflit permanent entre les aménageurs et les protecteurs de la nature. Pour les uns, il paraît nécessaire de tirer le meilleur parti économique possible d'un environnement favorable aux activités de loisir par un aménagement optimal et un équipement nécessaire au tourisme hivernal et, ceci, dans une zone où le pastoralisme, seule activité rurale rentable à court terme, est voué à une rapide extinction, alors que la sylviculture ne peut plus jouer qu'un rôle négligeable dans les finances des collectivités. A l'opposé, pour les autres, il est indispensable de sauvegarder les richesses naturelles, site, faune, flore sur un territoire particulièrement riche en éléments de haute valeur patrimoinale. Une conciliation paraît difficile à engager entre les tenants d'un développement rapide des activités touristiques avec comme prétexte majeur le maintien au pays des hommes qu'il importe de protéger davantage que «quelques espèces endémiques», et, ceux qui se proclament les défenseurs du milieu naturel et s'insurgent contre toute destruction éventuelle, conséquence du développement d'activités de type industriel. Des dispositions juridiques nouvelles ont été établies pour réglementer une telle situation : création des parcs nationaux, loi de protection de la nature paraissent, en effet, constituer des mesures susceptible d'apaiser les craintes légitimes nées des atteintes au milieu naturel alors que les lois-cadres sur la montagne doivent en favoriser le développement économique. Il n'en demeure pas moins un harcèlement continu dû, la plupart du temps, à une ignorance des véritables données à l'échelon local, à un manque d'informations dont «les chers professeurs»** ne sont que très partiellement responsables.

Le massif de la Vanoise, principalement sur son versant septentrional, la Haute Tarentaise, vallée supérieure de l'Isère, constitue un excellent exemple d'un conflit de cette nature, car il oppose le patrimoine d'une montagne prestigieuse où le premier parc national français a été instauré à un ensemble d'équipements d'un tourisme hivernal qui représentent au moins le quart des capacités françaises d'hébergement dans ce domaine. La création du Parc a provoqué un regain des activités scientifiques sur sa zone centrale et en périphérie, si bien que l'inventaire des richesses naturelles a pu être dressé aussi bien pour la flore que pour la faune dans la plupart des grands groupes taxonomiques. Il n'en demeure pas moins que certaines unités taxonomiques n'ont pas été encore traitées comme il en sera fait mention par la suite. Ces recherches ont donné lieu à publications dans les «Travaux

* Reçu le 29 avril 1986, accepté le 11 mars 1987

** Termes employés lors de «l'Affaire de la Vanoise» en 1970 par un responsable politique local

scientifiques du Parc National de la Vanoise» sous l'égide d'un Comité scientifique qui peut, à juste titre, s'enorgueillir d'une telle réalisation. Il s'agit donc d'extraire de l'ensemble des connaissances acquises les éléments susceptibles, au regard des responsables locaux, de justifier des mesures de protection nécessaires au maintien **d'un patrimoine appartenant à une communauté beaucoup plus large que celle dont ils assurent la gestion**

En s'appuyant sur la répartition de la faune et de la flore, il paraît possible, en effet, d'évaluer le patrimoine biologique (et on s'en tiendra à celui-ci) que peut présenter un territoire et de fournir des arguments à une protection de la nature face aux aménagements liés aux activités humaines. Pour cela, il faut **hiérarchiser les informations** fournies par telle espèce ou telle biocénose quant à la valeur globale de stations ou de secteurs plus ou moins vastes de façon à permettre des choix en matière d'aménagement, de proposer des mesures conservatoires et éventuellement d'envisager des compensations quand cela s'avère indispensable.

* *

Cet article a été présenté au «Bulletin d'Écologie» alors qu'un numéro sur les «recherches dans les espaces protégés» était projeté en liaison avec la Direction de la protection de la nature. Le Comité scientifique du Parc national de la Vanoise a désiré s'associer à un tel projet et m'a alors demandé d'établir un mémoire de synthèse sur les travaux effectués dans le Parc. J'ai donc essayé de répondre à cette demande en suivant le fil directeur d'une réponse à l'un des problèmes que le Comité et l'administration du Parc doivent résoudre fréquemment : la justification des mesures de conservation face aux aménagements touristiques. Rassemblant les travaux effectués sur un territoire déterminé, l'écueil de la monographie locale paraît difficile à surmonter ; je me suis cependant efforcé de mettre en évidence les éléments les plus utiles à l'établissement de la valeur patrimoniale de ce territoire en tant que démarche pouvant s'appliquer à d'autres secteurs. En reprenant des publications antérieures, ce mémoire ne peut viser à être original ; il rassemble néanmoins, sur le thème choisi, des données éparses dans de nombreuses publications dont seules les plus fondamentales sont citées. Une bibliographie complète a été publiée en 1982 «Recueil et traitement d'une documentation scientifique sur le pays de Vanoise en tant que cellule représentative du système alpin», résultat d'un travail efficace et remarquable de la regrettée Marie-Claude NEUBURGER. En dehors des résultats recueillis dans les «Travaux scientifiques du Parc de la Vanoise», la présente analyse n'a pu être dressée qu'avec les renseignements fournis oralement par de nombreux botanistes, et particulièrement MM. R. DELPECH et A. TROTEREAU et, dans le domaine de la zoologie par H. TOURNIER pour le Groupe Ornithologique Savoyard et MM. J.P. MARTINOT et M. DELMAS pour le Parc National de la Vanoise dont les observations, recueillies par le personnel de terrain depuis la création du Parc, ont été extrêmement utiles. Je les remercie tous chaleureusement ainsi que Geneviève BEAUQUIS pour son travail ingrat de dactylographie et Y. GAUTIER pour la correction du texte définitif. Si cet article n'a pour objectif principal que de fournir une synthèse de travaux antérieurs, il représente également une tentative pour rendre accessible à un public plus large que celui des lecteurs spécialistes du Bulletin d'Écologie, des connaissances justifiant pour une région de montagne des mesures nécessaires de protection de leur milieu naturel

I — PRINCIPES MÉTHODOLOGIQUES

Les méthodes employées jusqu'à présent pour tenter de résoudre de tels problèmes d'évaluation sont très variées, un choix de la technique appropriée est donc indispensable ainsi que son adaptation au cas à étudier

La botanique a été pour plusieurs raisons, la discipline la plus avancée en ce domaine et le «Séminaire de Phytosociologie appliquée» sur les indices biocénotiques tenu à Metz en 1980 a fourni une mise au point très utile. La thèse de spécialité de O. MANNEVILLE en 1983 a précisé quels pouvaients être les critères les plus pratiques à utiliser en étendant les méthodes précédentes au règne animal. C'est de ces deux publications qu'est tiré l'essentiel de ce chapitre méthodologique qui s'en tient aux grands principes.

Que ce soit pour la «qualité biologique intrinsèque» utilisée par L. NEF (1980) ou pour «la valeur naturelle intrinsèque» de P. TOMBAL et J.L. MERIAUX (1980), les notions de rareté, diversité, extension spatiale semblent primordiales La rareté est, à la fois, le critère le plus compréhensible et le plus fondamental. La diversité s'appréhende plus difficilement et présente plusieurs aspects : diversité dans une station avec les différents coefficients bien connus et dont la signification est loin d'être universelle, diversité spatiale correspondant au nombre de biocénoses rencontrées sur un territoire donné et parfaitement illustrée par les travaux de C. BEGUIN, O. HEGG et H. ZOLLER (1978) à l'échelle de la Suisse. L'emploi de ce dernier procédé, bien qu'infiniment souhaitable, ne peut être réalisé sur le territoire considéré, car l'inventaire des associations végétales, et même des alliances, ainsi que leur répartition sont loin d'y être établis. Les délais possibles sont trop courts pour attendre cet inventaire et fournir une réponse ainsi élaborée

L'obligation de parvenir à une compréhension par les non-spécialistes conduit évidemment à une simplification, ce qui se traduit par une perte d'informations (J.M. GEHU, comm. verb.). Il faut aboutir également à une «pseudo-quantification» des qualités de milieu naturel, celles-ci ayant souvent plus de valeurs intrinsèques que les données quantifiées (R. DELPECH, com. verb.).

Pour fournir rapidement un diagnostic scientifique afin que les choix des «décideurs» puissent s'effectuer, il faut sélectionner efficacement les indicateurs les plus pertinents pour un secteur déterminé. Dans la grande majorité des cas, l'inventaire des **végétaux vasculaires** et des **phytocénoses** constitue l'élément fondamental sur lequel repose l'analyse du milieu naturel ; les raisons en seront données par la suite. Les **Oiseaux** doivent être pris souvent en considération car l'avifaune est «une fraction aisément accessible de la plupart des biocénoses et peut constituer un excellent indicateur de la qualité de celles-ci, du milieu qu'elles occupent, voire des écosystèmes correspondants» (Ph. LEBRETON, 1984). En particulier, les Oiseaux semblent très utiles à envisager dans les milieux humides et les milieux forestiers. L'étude d'autres groupes systématiques peut être indispensable suivant la formation végétale envisagée, les Orthoptères, par exemple, pour les formations herbacées. Pour la très haute montagne, les grands Vertébrés constituent un élément qu'il faut obligatoirement prendre en compte. En aucun cas cependant, il ne faut négliger le rôle que peuvent jouer dans certains milieux les mousses, les lichens, ou les Diptères, les Lépidoptères, ainsi que d'autres groupes considérés habituellement comme mineurs.

Pour la zone étudiée, les critères les plus évidents sont, d'une part, la **rareté des espèces présentes**, telle qu'elle ressort d'une étude approfondie des inventaires existants, ceux-ci pouvant être traduits par une cartographie semi-quantitative ; d'autre part, les différentes **qualités des biocénoses** telles qu'elles apparaissent à la lecture attentive des cartes écologiques grâce à un commentaire approprié. Les aspects méthodologiques précis, relatifs à chacun de ces deux critères seront abordés par la suite, au fur et à mesure de l'exposé.

La traduction cartographique constitue le support indis-

FIG. 1. — Carte de situation.

pensable de l'information, les cartes étant établies ici non pas pour indiquer avec précision les sites les plus sensibles, ce qui leur ferait courir, en retour, des risques de destruction volontaire, mais plutôt pour signaler les points qui méritent l'attention lors des études d'environnement rendues obligatoires par la Loi de protection de la nature. Afin de limiter cette étude de la haute montagne susceptible d'aménagements pour le tourisme hivernal, l'altitude de 1.500 m a été choisie comme cote inférieure. La carte (Fig. 1) sert de référence géographique.

II — RARETÉ DES ESPÈCES

C'est le plus souvent, par la plus ou moins grande rareté des espèces présentes que se définit la notion de richesse biologique d'un territoire. Du point de vue juridique, seule l'espèce constitue l'entité susceptible de mesures de protection et les décrets d'application de la loi de protection de la nature en ont fourni une liste pour le territoire national ; cette liste devrait être complétée comme prévu au niveau régional (en ce qui concerne les végétaux vasculaires voir «Études sur les régressions d'espèces végétales en France», doc. D P.N.). La disparition d'une espèce rare dans une station représente un fait indiscutable et un appauvrissement irrémédiable du patrimoine naturel, la banque de gènes d'une population est alors, définitivement perdue. La cueillette peut conduire à une telle disparition, mais les espèces végétales les plus rares ne présentent qu'un faible pouvoir attractif pour le grand public, le plus grave danger provenant plutôt de «botanistes» sans scrupules. Les aménagements de la haute montagne avec les terrassements liés à la pratique du ski, représentent le plus grave danger encouru pour les êtres vivants liés au sol. Ces aménagements agissent en effet sur de vastes surfaces qu'ils dénudent et dont ils bouleversent la circulation de l'eau et la surface géomorphologique. Ils interviennent au niveau de la totalité de la station et des populations d'espèces rares qu'elle pouvait renfermer et, ceci, dans des conditions climatiques rigoureuses, obstacle majeur à la recolonisation. Est-il besoin de préciser que la protection d'une espèce rare revêt un intérêt au niveau d'intégration supérieur que représente la biocénose à laquelle elle participe ? La présence d'une espèce rare dans une station révèle, en effet, que celle-ci bénéficie de conditions particulières qui ont permis sa conservation au cours des temps. Cette station présente donc un biotope

propre et est susceptible d'abriter non seulement l'espèce rare reconnue présente, mais également d'autres, plus discrètes. La protection d'une espèce rare favorise donc la conservation de tout un ensemble exceptionnel et possède de ce fait une valeur écologique

Les **végétaux vasculaires**, par leur fixité et leur faible nombre relatif pour un territoire déterminé, constituent un groupe où le critère de rareté est le plus facile à utiliser. La Haute et Moyenne Tarentaise, au-dessus de 1.500 m, ne possède pas véritablement d'espèces endémiques, (en dessous, il faudrait souligner l'importance de l'endémisme pour le genre *Tulipa* dans le bassin d'Aime). Cette région présente, cependant, tout un cortège d'espèces rares liées aux hautes montagnes européennes (Tab. I) qui peuvent être dégagées à partir du «Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes» dressé en 1974 et complété par les différentes publications parues depuis, par les découvertes transmises par les botanistes et observations personnelles. La notion de rareté étant relative, les espèces ont été classées en :

1. espèces rares sur le territoire mais pouvant se révéler abondantes en dehors de la région considérée.

TABLEAU I

Cotation des espèces

9 . Valeur internationale , 7 Valeur intermédiaire entre 7 et 4 ; 4 Valeur nationale ; 2 · Valeur intermédiaire entre 4 et 1 , 1 . Valeur régionale

9	
Carex atrofusca Schkuhr.	Carex rouge noirâtre
Drachocephalum austriacum L.	Dracocéphale d'Autriche
Sesleria ovata (Hoppe) Kern.	Seslérie ovoïde
7	
Artemisia borealis Pall	Armoise septentrionale
Astragalus leontinus Wulf.	Astragale de Lienz
Carex fuliginosa Schkuhr.	Carex ferrugineux
Crepis rhaetica Heget.	Crépide de Rhétie
4	
Achillea herba rotta All.	Achillée erba-rotta
Achillea moschata Wulf	Achillée musquée
Androsace alpina (L.) Lam.	Androsace des Alpes
Androsace pubescens DC.	Androsace pubescente
Artemisia glacialis L.	Armoise des glaciers
Carex juncifolia All.	Carex à feuille de jonc
Carex lachenalu Schkuhr	Carex de Lachenal
Carex microglochin Wahl.	Carex à petite arête
Carex ornithopodioides Hausm	Carex faux pied d'oiseau
Chamorchis alpina (L.) Rich.	Chamorchis des Alpes
Cortusa matthioli L.	Cortuse de Matthiole
Gentiana imbricata Froel.	Gentiane à feuilles imbriquées
Gentiana orbicularis Schur.	Gentiane à feuilles orbiculaires
Hormimum pyrenaicum L.	Hormin des Pyrénées
Kobresia simpliciuscula (Wahl.) Mack.	Cobrésia biparti
Linnea borealis L.	Linnée boréale
Potentilla nivea L.	Potentille blanc de neige
Saxifraga segulerl Sprengel.	Saxifrage de Séguier
Tofielda pusilla (Michoc.) Pers	Tofieldie des marais
Trisetum spicatum (L.) Richter	Trisète en épi
Valeriana celtica L.	Valériane celtique
2	
Carex bicolor All	Carex à deux couleurs
Doronicum clusii (All.) Tausch	Doronic de Clusius
Ertrichum nanum (Amann) Schrad.	Ertrichum nain
Juncus arcticus Willd.	Jonc arctique
Koeleria reuteri Rouy	Koelérie de Reuter
Saxifraga retusa Gouan	Saxifrage tronquée
Trichophorum pumilum (Vahl) Sch. et Th.	Trichophorum nain

1	
Aconitum paniculatum Lam.	Aconit paniculé
Agrostis agrostiflora (Beck) Rân	Agrostis à fleurs d'agrostis
Androsace helvetica (L.) All	Androsace de Suisse
Artemisia genipi Web.	Armoise génépi
Artemisia mutellina Vill	Armoise lâche
Astragalus sempervirens Lam.	Astragale toujours vert
Blechnum spicant L.	Blechnum spicant
Calamagrostis villosa (Chaix) Mutuel	Calamagrostide velue
Campanula alpestris All.	Campanule des Alpes
Corallorhiza trifida Chât.	Corallorhize trifide
Cypripedium calceola L.	Cypripède sabot de Vénus
Epipogon aphyllum (Schm.) Sw	Epipogium sans feuilles
Erica carnea L.	Bruyère couleur de chair
Eryngium alpinum L.	Panicaut des Alpes, Chardon bleu
Festuca alpina Suter.	Fétuque des Alpes
Festuca flavescens Bell.	Fétuque jaunâtre
Gentiana alpina Vill	Gentiane des Alpes
Gentiana clusii Perr. et Song	Gentiane de Clusius
Gentiana utriculosa L.	Gentiane à calice renflé
Gymnadenia odoratissima (L.)	Gymnadenia odorant
Juniperus sabina L.	Genévrier sabine
Lilium croceum Chaix	Lis orangé
Listera cordata (L.) R.Br.	Listera en coeur
Lycopodium annotinum L.	Lycopode à rameaux d'un
Lycopodium clavatum L.	Lycopode à massue
Oxytropis foetida (Vill.) DC.	Oxytropis fétide
Oxytropis lapponica (Wahl.) J. Gay	Oxytropis de Laponie
Pedicularis kerneri DT.	Pédiculaire de Kerner
Pinus cembra L.	Arole
Potentilla brauniana Hoppe	Potentille de Braun
Potentilla frigida Vill.	Potentille des régions froides
Rhaponticum scariosum Lam.	Rhapontic à écailles
Salix breviserrata Floredus	Saule à dents courtes
Salix helvetica Vill.	Saule de Suisse
Saxifraga ascendens L.	Saxifrage ascendante
Saxifraga diapensoides Bell.	Saxifrage fausse diapensie
Saxifraga muscoides All.	Saxifrage fausse mousse
Trichophorum alpinum (L.)	Trichophorum des Alpes
Valeriana saliunca	Valériane des débris
Viola pinnata L.	Violette pennée

2. espèces rares en France, c'est-à-dire ne s'y trouvant pratiquement que dans la région, tout en pouvant être fréquentes à l'étranger.

3. Espèces rares dans l'ensemble de l'arc alpin, soit à un niveau international.

Dans cette optique, chaque espèce s'est vu attribuer une note, la cotation de P. TOMBAL et J.L. MERIAUX (1980) soit 1, 4, 9, respectivement pour chacune des classes précédentes, semblant celle qui correspondait la mieux aux valeurs relatives et la plus discriminante par la suite, les notes de 7 et de 2 étant attribuées pour les cas intermédiaires. Comme il était prévisible, le nombre d'espèces de chaque classe croît quand diminue la surface de référence considérée, soit 3 espèces au niveau international, 21 au niveau national, 40 au niveau régional. Un seul arbre, le pin cembro, a été considéré comme rare sur le territoire, la lenteur de son renouvellemnt s'ajoutant à sa dispersion en Tarentaise. Pour les plantes ligneuses basses, arbustes et sous-arbustes, ne figurent que 4 espèces, alors que les plantes herbacées sont au nombre de 70

A cette méthode reposant sur des analyses de stations dont certaines ont fait l'objet de maintes visites botaniques depuis le XIXe siècle, il pourrait être reproché de ne pas couvrir le territoire avec la même densité d'observations. Il faudrait, selon certains chercheurs, que le territoire ait été parcouru également dans toutes ses parties selon un quadrillage systématique. Cela n'est pas possible, le temps nécessire à une telle opération étant pratiquement infini. Il semble plus judicieux de se fier aux opiniâtres botanistes de terrain qui n'ont pas ménagé leur temps et leurs efforts pour visiter les stations qu'ils estimaient susceptibles d'accueillir des espèces intéressantes, ces stations pouvant couvrir des surfaces réduites de l'ordre du m² jusqu'à des étendues plus homogènes d'un ha Là encore, il faut fournir des réponses rapidement alors qu'un quadrillage ne révélerait, vraisemblablement, qu'un nombre réduit de nouvelles stations ce qui ne modifierait que très peu les résultats présentés.

Les 75 espèces, plus ou moins rares, se répartissent en de nombreux sites (Fig. 2) qui peuvent être regroupés en 5 catégories suivant la **somme des notes** des espèces présentes :

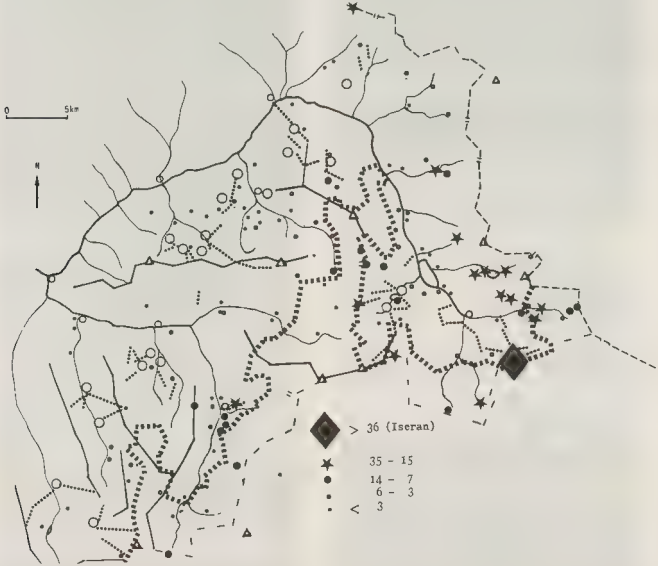


FIG. 2. — Valeur des stations suivant la rareté des espèces.

— une station d'une exceptionnelle valeur internationale (somme 67) le col de l'Iseran,

— 14 sites de valeur internationale (somme comprise entre 15 et 35),

— des sites de valeur nationale (somme comprise entre 7 et 14),

— des sites de valeur régionale (somme comprise entre 3 et 6),

— des sites intéressants par la présence d'une ou deux espèces rares dans la région.

Le **col de l'Iseran** présente un intérêt exceptionnel, déjà maintes fois signalé, et qui, malgré sa mise en réserve à la date de la création du Parc, a subi de graves préjudices, qui ne pourront jamais être compensés par la réhabilitation du site à laquelle la commune de Val d'Isère a été à juste titre contrainte. Les passages des excursions internationales et des botanistes n'ont pas eu les effets des engins de terrassements, du stationnement incontrôlé des véhicules, du piétinement qui ont entraîné des disparitions irréversibles (TROTEREAU, 1982). Parmi les 21 espèces les plus intéressantes signalées et dont la présence avait été vérifiée en 1970, plusieurs ne peuvent plus être retrouvées. Les mesures efficaces réclamées doivent être prises de façon urgente et suivies d'une stricte application : stationnement des véhicules sur le parc déjà existant, information du public pour les zones les plus intensément piétinées.

Parmi les **sites de valeur internationale**, 12 sont compris dans la haute vallée de l'Isère ce qui confirme la richesse botanique de cette partie de la Savoie (TROTEREAU, 1981). Ce sont dans l'ordre, avec entre parenthèses la somme des notes :

— le vallon de la Sassière, entre les lacs de la Sassière et du Saut (35),

— le col du Palet (27),

— la glière du Val Pranond (27),

— la glière et la moraine des Fours (23),

— les Grands Creux de la Sassière (22),

— la zone Dernière le Santel (20),

— le col de la Leisse (19),

— les Plates du Vallonnet (17),

— le col de la Baillette (17),

— le Plan des Nettes (16),

— le Plan du Clou (16),

— la Davie (16),

auxquels s'ajoutent en dehors de cette zone :

— Lancebranlette (17),

— le Mont Bochor (15).

Ces sites exigent des mesures de protection, plus efficaces que la simple promulgation des espèces protégées dans les décrets d'application de la loi de 1976 ; en effet, quatre se situent dans le Parc National, dont celle du Val Prationd qui est très menacée (elle se situe au point de convergence des parcours hors pistes accessibles depuis les remontées mécaniques de Val d'Isère). Il faut signaler également le piétinement intensif auquel est soumis le col du Palet. Quatre sites se situent dans la réserve de la Grande Sassière, ce qui justifie amplement les mesures prise en 1973. Ces mesures ont d'ailleurs porté leur fruit si l'on en juge à l'extension que manifestent *Artemisia borealis* et *Astragalus leontinus* (TROTEREAU, 1976), extension résultant de l'abondon du pacage alors qu'il est maintenant question de le rétablir. Les sites du vallon du Clou, longtemps menacés par la construction du barrage bien connue par la polémique qu'elle a déclenchée, semblent maintenant définitivement sauvés. On peut d'ailleurs remarquer que l'étude d'impact alors effectuée avait complètement ignoré l'importance floristique de ce vallon. Le site du lac de Tignes aurait pu faire partie de la liste : il a malheureusement été complètement détruit par la construction (indispensable) de courts de tennis. . Le Mont Bochor, à forte fréquentation estivale, mérite également une attention spéciale.

Les **sites de valeur nationale** se situent en grande partie dans la haute vallée de l'Isère. Il faut signaler cependant, à l'extérieur de cette zone, deux grands centres d'intérêt : la vallée du Ponturin et, surtout, les environs de Pralognan pour le nombre de stations qu'ils présentent.

Parmi **les sites de valeur régionale**, on peut noter les stations à *Linaea borealis* guère susceptibles de détérioration par les aménagements.

Cet inventaire des sites riches en végétaux vasculaires présentant une rareté plus ou moins grande est certainement incomplet. Il est vraisemblable que d'autres stations intéressantes à cet égard seraient à ajouter. Un inventaire plus systématique paraît nécessaire et, au bénéfice du doute, il convient d'être très prudent même si les aménagements prévus paraissent de faible envergure.

La **végétation lichénique** est également suffisamment diversifiée pour que l'on puisse y reconnaître différents degrés de rareté. J. ASTA et coll. (1972, 73, 74, 75, 76) ont, en effet, relevé la présence de plus de 400 espèces dans le massif de la Vanoise dont une trentaine non encore signalées en France. Il est évident que pour cette flore accessible uniquement aux spécialistes, de nouvelles découvertes seraient à faire ; néanmoins il faut signaler que certaines localités se révèlent particulièrement riches en espèces intéressantes. Parmi celles-ci, le col de l'Iseran, comme pour les végétaux vasculaires, semble particulièrement ressortir, ainsi que le col du Palet. La végétation lichénique confirme donc bien tout l'intérêt biologique que présente la partie supérieure de la Haute Tarentaise : elle révèle également la richesse de la région de Pralognan.

Parmi les **champignons** non lichénisés, les difficultés taxonomiques quils présentent, ne rendent leur inventaire réalisable que par des spécialistes et si une centaine d'espèces d'Agaricales ont été reconnues en Vanoise par R. KUHNER (1974, 81) et D. LAMOURE (1972, 74, 75, 78, 84), elles ne peuvent servir à délimiter des espaces plus particulièrement protégés

Les autres groupes végétaux sont également affaire de chercheurs étroitement spécialisés Le phytoplancton a fait l'objet d'une liste systématique (P. BAIER, 1984) où l'on trouve 300 taxons pour l'ensemble du massif. La plupart sont très communs ; seuls une vingtaine d'entre eux peuvent être considérés comme des raretés. Les Bryophytes (mousses et hépatiques) n'ont pas encore fait l'objet de synthèse et commencent seulement à faire l'objet d'un inventaire systématique.

Pour le règne végétal, on peut donc considérer que seuls les végétaux vasculaires, groupe le plus accessible dans sa connaissance, peut fournir par la rareté plus ou moins grande de ses espèces des éléments susceptibles de justifier à l'heure actuelle des mesures de protection et des restrictions aux possibilités d'aménagement.

* *

La mobilité des animaux sur un territoire plus ou moins étendu suivant les groupes systématiques ne facilite pas les

inventaires précis et ce d'autant plus que certaines espèces sont très discrètes par leur taille ou par leurs moeurs nocturnes. Malgré cette mobilité, les équipements de la montagne interviennent fortement en provoquant un dérangement important de la faune et, en perturbant les cycles biologiques, restreignent le nombre des individus. Certains embranchements ou classes sont mieux connus que d'autres, les individus de grande taille étant plus facilement repérables, ce qui avive l'intérêt de l'observateur amateur... ou du chasseur. C'est le cas des grands Vertébrés pour lesquels le personnel de terrain du Parc National a fourni de nombreuses données.

Pour les **Ongulés** de montagne, seul le bouquetin (*Capra ibex*) mérite, pour la France, le label d'animal rare, car avant la création du Parc, il ne subsistait en Maurienne que quelques dizaines d'individus alors qu'il était complètement absent sur le versant de Tarentaise. Depuis la mise en réserve du vallon de la Grande Sassière très progressivement le nombre de migrants saisonniers venus du Grand Paradis s'est accru chaque été pour atteindre le chiffre de 130. Cette migration est malheureusement limitée à la zone frontière séparée de la majeure partie de la zone centrale du Parc par la profonde vallée de l'Isère dont les équipements hydro-électriques et touristiques interdisent toute pénétration plus profonde. Les Mammifères de petite taille sont beaucoup moins bien connus, cette absence d'informations étant pratiquement générale sur tout le territoire français mais il faut bien remarquer, qu'à l'heure actuelle, les recherches sur ces groupes ne sont guère encouragées.

Les **Oiseaux** représentent la classe la mieux connue : de nombreuses observations ont, depuis longtemps, été consignées dans diverses publications, mais les seuls inventaires menés de façon scientifique sont récents. C'est dans les publications de Ph LEBRETON et H. TOURNIER (1972, 73, 74, 79, 83) ainsi que dans «les oiseaux nicheurs rhônalpins, Atlas ornithologique Rhône-Alpes» (1977) que sont rassemblés les principaux faits concernant la répartition de l'avifaune, données qui ont pu être complétées par les informations orales fournies par H. TOURNIER et J.P. MARTINOT. L'impression générale se dégageant de cet ensemble d'informations est que les inventaires ornithologiques, loin d'être complets de l'aveu même des spécialistes, ne peuvent contribuer à l'établissement d'une définition de la qualité d'un milieu naturel en s'appuyant sur le critère de rareté. «L'oiseau rare» paraît difficile à déterminer. Si l'avifaune présente un intérêt comme indicateur de milieu, il paraît difficile d'invoquer la rareté d'une espèce comme motif de protection d'un territoire et ce, d'autant plus, que les références cartographiques sont volontairement absentes.

L'exemple de l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) semble fournir quelques éléments de réponse à ces difficultés. La mise au point de J.P. MARTINOT (1983) fait état, pour l'ensemble de la Vanoise, de 11 couples dont 7 pour le versant Tarentaise sur un total de 100 à 150 couples pour l'ensemble de la France. Le versant tarin du Massif de la Vanoise paraît donc particulièrement riche en comparaison de l'aire potentielle en France compte tenu de sa surface relative et du territoire de 100 km² nécessaire, en moyenne, à un couple. Cette relative richesse semble liée à un compartimentage de cette portion des Alpes offrant un fond de vallée principale très accentué où débouchent plusieurs vallées affluentes bien marquées. L'équipement de la haute montagne présente un effet certain quand il y a coïncidence entre le domaine skiable et le territoire d'un couple comme dans la vallée des Allues où s'est développée la station de Méribel. Au fur et à mesure de l'installation des équipements qui ont remonté progressivement la vallée, le territoire et l'aire de nidification du couple qui y était installé se sont déplacés vers l'amont dans des conditions défavorables à son maintien et pouvant conduire à sa disparition à court terme.

La présence d'autres espèces est souvent très discutée. Il peut s'agir d'espèces extrêmement discrètes comme la chouette chevêchette (*Glaucidium passerinum*) ou du pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) ainsi que d'espèces très anciennement pourchassées comme le grand duc (*Bubo bubo*) ou peu fréquentes comme la perdrix bartavelle (*Alectoris graeca*).

La récente récapitulation de J.P. MARTINOT (1986) sur les Reptiles et les Amphibiens fait bien apparaître la rareté des représentants de ces classes. Seule la vipère aspic (*Vipera aspis*) paraît assez fréquente ainsi que la grenouille rousse (*Rana temporaria*) alors que l'orvet (*Anguilis fragilis*), la coronelle lisse (*Coronella austriaca*) et le triton alpestre (*Triturus alpestris*) ne sont que très rarement signalés.

Parmi les **Invertébrés**, le critère de rareté paraît encore plus difficile à utiliser du fait d'une absence pratiquement complète d'inventaire et du haut degré de spécialisation nécessaire à leur confection. Ce sont les Insectes qui sont encore les mieux connus

Pour les **Diptères**, SERRA TOSIO (1974) signale la découverte de la «mouche des glaciers» *Diamesa steinbaecki* au coeur du Parc de la Vanoise alors que seules trois stations sont connues en France et que l'espèce est très peu signalée dans l'ensemble des Alpes. De même, *Paracladius alpicola* n'est connue en France que près du lac Mont-Coua (1978).

Les **Lépidoptères**, malgré leur grand pouvoir attractif, n'ont pas fait l'objet d'études précises, sauf celles de J. BOURGOGNE (1973-1975) et R. BUVAT (1972-1983). J. BOURGOGNE signale lui-mêmeles limites de son travail sur les Macrolépidoptères : faible nombre de stations prospectées (Pralognan et Val d'Isère), récoltes strictement estivales, nombreuses lacunes et, en particulier, absence de notes sur les espèces les plus banales. Néanmoins, cet auteur fournit un inventaire de près de 650 espèces, ce qui correspond à une très bonne richesse spécifique, parmi lesquelles une quinzaine peuvent être classées comme rares, leurs stations méritant une protection :

Gazorcytra ganna
Orenaia helveticalis
O. lugubralis
Pyraustra porphycalis
E. contestata
E. disseriata
Lycia alpina
Amathes lorezi
Apantesis quenselii
Euphydryas intermedi
Bolaria andereggana
Gnophos andereggania
Heliophobus texturata

R. BUVAT a reconnu dans le bassin de Pralognan, une quarantaine de Macrolépidoptères parmi lesquels *Scoparia centuriella* et *Lithocolletis junoniella* peuvent être considérés comme rares.

Malgré l'intérêt porté aux **Coléoptères** par les collectionneurs, peu de données existent sur ce groupe. En parcourant le canton d'Aime, J.F. VOISIN a recueilli *Cryptocephalus albolineatus*, connu d'une dizaine de stations en France ainsi que *Chrysomela lumbata*, pratiquement disparue en plaine Parmi les Carabiques, il nous a signalé la présence de *Perysphys incognitus* et de *Cymindis angularis* et comme Scarabéide, *Amidorus germandi*.

Les **Orthoptères** sont mieux connus par l'inventaire de P. DREUX (1970) et les travaux de J.F. VOISIN sur le canton d'Aime (1986). Dans les limites altitudinales choisies, *Melanoplus frigidus* peut être considérée comme une rareté au niveau de l'ensemble des Alpes, alors que *Aeropus sibiricus* représente une curiosité en tant qu'espèce boréo-alpine. Parmi les espèces fréquentes en altitude, on peut plus spécialement citer : *Psophus stridulus, Chorthippus apricarius, Dec-*

ticus verrucivorus, Metrioptera saussureana, Podisma pedestris, P. subalpina, Stauroderus scalaris et *Tettigonia cantans*.

Pour les **Crustacés** planctoniques, seul l'inventaire de J.P. MARTINOT et A. RIVET (1985) est disponible ; il ne comporte que 10 espèces dont seulement 3 correspondent à des milieux de montagne... alors que, pour les **Arachnides**, les travaux sont absents.

L'ensemble des données concernant la répartition fine des espèces qui, par là, contribuent à l'élaboration de critères pour la protection d'un territoire déterminé traduit bien la très inégale connaissance des groupes systématiques et l'ignorance qui subsiste pour beaucoup de classes zoologiques. Ce n'est pas l'actuelle carence de formation de systématiciens qui permettra à brève échéance de combler les lacunes.

III — QUALITÉ DES BIOCENOSES

En passant au niveau supérieur d'intégration, les difficultés apparaissent encore plus nombreuses. La richesse d'un milieu méritant protection s'exprime par l'intermédiaire de différents concepts dont la définition manque de précision. Elle peut, en effet, s'exprimer de diverses façons pour chacun d'entre eux. Cette richesse peut correspondre à la capacité du milieu de recéler des **espèces rares**, on revient alors au cas précédent par addition des coefficients de rareté. Elle peut également provenir de la **diversité spécifique**, ce critère très utilisé pour certains groupes systématiques semblant ne pas pouvoir être généralisé à l'ensemble de la biocénose d'une portion de territoire : une phragmitaie pratiquement monospécifique du point de vue végétal peut servir de lieu de nidification à une avifaune très diversifiée, une prairie aux nombreuses espèces végétales peut abriter une faune d'Orthoptères très variée alors que son avifaune se réduit à quelques espèces . de nombreux exemples peuvent être cités Alors que le critère diversité a souvent été associé pour un écosystème au concept de **stabilité**, un mécanisme compliqué peut toujours présenter une certaine fragilité. Le concept d'**originalité** doit être opposé à celui de **banalité** souvent associé à une anthropisation. Il ne s'agit plus alors de nombre d'espèces, mais de combinaisons spécifiques, ce qui paraît plus rationnel en écologie, science des relations. En s'appuyant sur les travaux de J.F. VOISIN (1986), un milieu peut être qualifié de banal quand il est dominé par un petit nombre d'espèces que l'on retrouve un peu partout, par exemple pour les espèces d'Orthoptères présentes, dans au moins un préférentiel sur trois pour la zone considérée. A l'opposé, un milieu est original quand des espèces peu fréquentes ou mêmes rares y jouent le rôle principal par le nombre de leurs individus, J.F. VOISIN, après de multiples essais, propose un indice de banalisation qu'il ne juge cependant pas satisfaisant à partir de la zone étudiée ici. En effet, au-dessus de 2.000 m, une rapide décroissance du nombre des espèces (Fig. 3) se produit soit que l'on considère leur nombre total, par tranche d'altitude, comme pour les végétaux vasculaires et les Orthoptères, ou le nombre moyen d'espèces relevées par point d'écoute pour les Oiseaux. En passant aux étages les plus élevés, alpin et nival, la plupart des espèces peuvent sembler présenter une certaine originalité. Elles sont , en

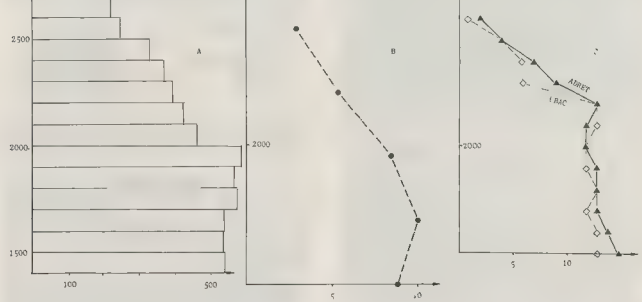


FIG. 3. — Nombre d'espèces suivant l'altitude.

A : Nombre d'espèces de végétaux vasculaires par tranche d'altitude d'après P. GENSAC (1973).

B : Nombre moyen d'espèces d'oiseaux par station, d'apres J. BROYER, Ph. LEBRETON et H. TOURNIER (1983).

C : Nombre d'espèces d'Orthoptères à l'altitude considérée sur l'ubac et l'adret d'après J.F. VOISIN (1986).

effet, bien moins fréquentes, donc rares si on les compare aux espèces des étages inférieurs. Cependant, leur fréquence aux altitudes élevées, peuvent les faire considérer alors comme banales dans ce type de milieu. La sélection qui s'effectue dans les biocénoses alpines aboutit à une banalisation pour chacune des espèces dans cet étage ; un faible nombre d'espèces subsistent, mais elles sont alors présentes dans la plupart des relevés, d'où de grandes difficultés dans l'établissement d'une typologie (GENSAC, 1979). Le critère d'extension revêt également une certaine importance, mais il est encore très relatif. Si l'extension d'un massif forestier sans discontinuité majeure est indispensable pour fournir abri et nourriture suffisants aux grands Vertébrés (BLONDEL, 1980) un milieu humide restreint pourra abriter Carex, Insectes, et Crustacés originaux par exemple.

C'est donc cet ensemble de concepts qu'il faut prendre en compte pour déterminer la richesse d'une biocénose, c'est-à-dire d'un territoire à protéger, vis-à-vis des équipements possibles, en ayant bien à l'esprit que c'est d'une somme d'indicateurs imprécis au départ, qu'émergera le contour d'une zone suffisamment riche au sens biologique pour y interdire ou y réglementer l'installation d'équipements perturbateurs.

Un seul fil directeur possible demeure, **la végétation.** En effet, elle constitue l'indicateur privilégié des données physiques et anthropiques, elle est, pour les animaux, la source première de nourriture ; sa structure diversifiée à différentes échelles offre des «niches écologiques» variées ; elle représente le constituant biologique le plus fondamental à de nombreux égards et on comprend alors facilement que la trame qu'elle tisse serve de base à des cartes écologiques. De telles cartes existent (P. GENSAC, 1972) pour la zone étudiée, et si leur but était plutôt de définir un cadre, un lecteur attentif et compétent aurait pu en tirer «le niveau d'intérêt des différentes zones du territoire». Leur message n'ayant pu être décrypté jusqu'à présent de façon convenable, il paraît donc indispensable de préciser la portée, zone par zone, série de végétation par série de végétation. Encore faut-il ne pas commettre des erreurs de nomenclature telles qu'elles apparaissent en nombre dans les ouvrages de vulgarisation ou les articles scientifiques ; la figure4 précise les limitesdéfinies par les phytogéographes qui paraissent dans le monde scientifique, les plus directement aptes à établir leurs définitions.

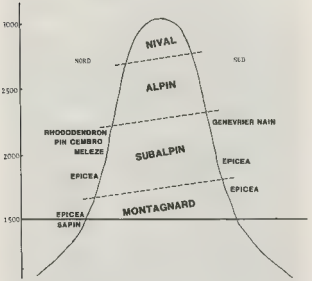


FIG. 4. — Étages de végétation et espèces ligneuses caractéristiques suivant altitude et exposition.

* * *

La Haute Tarentaise et le versant correspondant du massif de la Vanoise situés en dehors des grands axes franco-italiens de communication (Maurienne et Mont-Cenis, Briançonnais et Mont-Genèvre) n'ont pas été aussi complètement visités que d'autres vallées et mongagnes alpestres d'où un index bibliographique correspondant obligatoirement plus restreint. Ils présentent cependant des aspects très originaux qui seront détaillés par la suite au fur et à mesure de l'étude des différents étages. Parmi les milieux naturels les plus intéressants, il faut citer dans l'ordre des altitudes croissantes :

— **la pessière subalpine** qui trouve en Tarentaise et vallées affluentes le maximum de son développement en France d'où une très bonne caractérisation de la biocénose qu'elle constitue

— **les formations à aune vert** dont celle de Champagny est la plus étendue des Alpes.

— **la cembraie sur gypse**, groupement exceptionnel dans la chaîne des Alpes : elle mérite des mesures particulières de protection.

— les **groupements alpins** de rochers, éboulis et pelouses de la Haute Isère qui sont parmi les plus riches du massif alpin.

— **les marais d'altitude** (*Caricion bicolori-atrofuscae*) d'une richesse exceptionnelle comparée aux autres stations de l'arc alpin

Cette rapide énumération permet de saisir tout l'intérêt patrimonial biologique de cette région qui mérite une célébrité autre que celles liées aux qualités remarquables de son domaine skiable et aux occlusions saisonnières des routes d'accès

Les données générales sur la vallée et le massif figurent dans l'ouvrage de BRAUN-BLANQUET (1961) sur les vallées alpines internes, les travaux de GENSAC (1967, 1972, 1974, 1979) ainsi que la synthèse sur les Alpes du Nord de RICHARD et PAUTOU (1982). Les différents groupements sont abordés suivant la place qu'ils occupent dans les étages et séries de végétation.

A — *ÉTAGE MONTAGNARD*

Il se situe à la base du territoire étudié (limite inférieure 1500 m) avec des effets très différents suivant l'exposition, série de la sapinière-pessière en ubac, série thermophile de l'épicéa en adret.

1. Série de la sapinière-pessière

Elle représente la majeure partie du Montagnard supérieur en ubac, le relai s'effectuant au niveau d'Aime pour la Tarentaise et de Bozel pour les Trois Vallées avec la série plus externe de la hêtraie-sapinière. La série de la sapinière-pessière est boisée sur les pentes fortes où la pessière à mélampyre (P. GENSAC, 1967) constitue la plus grande partie des peuplements résineux, alors que les prairies de fauches occupent les zones les plus plates.

Les forêts sont dominées par l'épicea et correspondent aux forêts de production supérieures. En général, du fait de l'extension des prairies de fauche, les massifs sont réduits, jouant un rôle indispensable cependant dans la stabilité des versants. Quelques forêts occupent de plus amples surfaces, plus difficilement pénétrées par les exploitations forestières : forêt de Malgovert (persistance du sapin) et forêt du Dou des Branches entre Méribel et Courchevel : leur extension permet d'assurer la survivance précaire de chevreuils, activement chassés. La diversité floristique des pessières à mélampyre est faible (30 espèces par relevé) et ne comporte pas d'espèces rares, leur composition est donc très banale, fait à mettre en parallèle vraisemblablement avec leur exploitation très ancienne ; on peut signaler cependant un enrichissement spécifique sur les affleurements calcaires. La structure forestière est simple : strate arborescente assez fermée dont le recouvrement dépasse 60 %, strate arbustive extrêmement réduite, strate herbacée assez dense. On ne possède pas de résultats pour l'avifaune des pessières humides montagnardes en Tarentaise ; en Maurienne au niveau correspondant seules les sapinières ont fait l'objet d'un inventaire (H. TOURNIER et Ph. LEBRETON, 1973), mais d'étroites similitudes doivent exister entre les avifaunes nidificatrices de ces milieux à conditions climatiques voisines et de structures semblables. On peut donc considérer que la richesse stationnelle est moyenne (de l'ordre de 10) avec une faible biomasse spécifique et une absence d'espèces caractéristiques.

Les **prairies de fauche** appartiennent à l'alliance phytosociologique du *Triseto-Polygonion*, (F. VERTES, 1982) qu rassemble la majeure partie des groupements herbacés du Montagnard supérieur et du Subalpin inférieur. Leur floraison, début juillet, est extrêmement brillante avec cependant un nombre limité d'espèces par relevé (39). Ces pelouses présentent une richesse relativement bonne en Orthoptères (en moyenne 6,1 espèces par prélèvement). Dans ces prairies fraîches, on peut rencontrer quelques espèces d'Oiseaux originales comme la rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*) (H. TOURNIER, com. verb.)

2. Série thermophile de l'épicea

Elle se rencontre principalement tout le long de l'adret du Doron de Bozel et à la faveur de vallées secondaires d'orientation W - E. La proximité des habitats permanents paraît liée à la forte transformation du milieu naturel par l'homme.

Les **pessières sèches** qui en constituent les forêts, sont très hétérogènes, difficiles à caractériser et mériteraient une analyse approfondie. Le pâturage, longtemps admis dans ces forêts, en a banalisé la flore, de nombreuses espèces prairiales persistant dans la strate herbacée. Depuis l'abandon du parcours par le bétail, le renouvellement, qui paraissait stoppé, monte un essor rapide. Ces forêts jouent un rôle prépondérant dans la protection des villages contre les avalanches : de ce fait, elles ont très souvent été conservées sous forme de «bois bannis». Quelques massifs présentent un intérêt particulier, comme celui du Miroir de Sainte Foy, riche en sapin. Le nombre d'espèces d'Oiseaux y est, en principe, plus restreint que dans les pessières humides

Les pelouses, correspondant très souvent aux abords des «montagnettes», subissent fauche et pâturage et appartiennent à la «sous-alliance» du *Seslerio-Mesobromenion* (F. VERTES 1983, 1986) ; leur flore est assez riche en espèces (46 par relevé) parallèlement elles renferment un nombre relativement plus élevé d'Orthoptères par prélèvement (6,8).

Pour l'ensemble de l'étage montagnard, les effets des aménagements touristiques sont indirects, sauf dans le cas d'installation de stations basses (Montchavin, Montalbert, Méribel, Courchevel 1550) qui peuvent stériliser de grandes surfaces correspondant initialement à des pelouses. Le plus souvent, les aménagements agissent de façon plus sournoise, par soustraction de main-d'oeuvre agricole et donc abandon de l'entretien et de la fauche, ce qui provoque un envahissement anarchique par les végétaux ligneux et une fermeture du paysage.

B — *ÉTAGE SUBALPIN*

Il joue un rôle primordial par sa grande richesse spécifique liée à la discontinuité écologique majeure en montagne que constitue la limite supérieure de la forêt et des arbres. C'est, dans ce milieu à patrimoine biologique de grande valeur que les équipements des stations hivernales se sont principalement installés. **La zone au degré d'attraction touristique le plus élevé en montagne coïncide justement avec l'étage le plus précieux pour son capital naturel, son patrimoine biologique.**

Un parallèle pourrait être mené, avec le rôle semblable joué par le littoral marin dont on sait à quel point la destruction est avancée à l'heure actuelle ce qui provoque en retour des mesures de protection d'arrière-garde. Si en montagne, les conservatoires existent (parcs nationaux et réserves), ils sont loin d'englober tous les territoires justifiant une protection. La zone périphérique des parcs, grande originalité de la législation française, n'a pu remplir son rôle de zone-tampon et d'accueil, face aux nécessités invoquées par les promoteurs et responsables locaux insensibles aux arguments scientifiques : l'expérience du «PIREN-CANTON D'AIME» est démonstrative à cet égard par l'absence d'audience qu'elle a rencontrée. Dans cet étage, on passe de la forêt résineuse d'altitude (épicéa) à la lande arborée (épicéa, pin cembro, mélèze) ou non, d'où la distinction de deux séries principales.

1. Série subalpine de l'épicéa

Alors que sur l'adret, les groupements sont mal définis et fortement transformés par les activités humaines, sur l'ubac, la série peut être nettement caractérisée par son stade forestier, la pessière à myrtilles (*Piceetum subalpinum myrtilletosum* des phytosociologues) qui forme une bande continue entre 1650 et 1850 m. Sa composition et sa structure sont parfaitement homogènes. Sous une strate arborescente (épicéa) relativement ouverte, se situe une nappe continue de 50 cm de hauteur, principalement constituée de *Vaccinium myrtillus*, ce qui laisse peu de place à la strate herbacée pauvre en espèces. Si le nombre d'espèces par relevé est limité (24), la fréquence d'espèces caractéristiques et relativement rares est remarquable (*Lycopodium annotinum, Listera cordata*) sans compter la présence, en limite supérieure, de la linnée boréale (*Linnea borealis*). Ce couvert forestier sert d'abri hivernal aux chamois cantonnés en été aux altitudes supérieures ; encore faut-il que le massif forestier ne soit pas trop fréquenté par les skieurs ou entrecoupé par les pistes et remontées mécaniques, ce qui est malheureusement le cas dans beaucoup de secteurs. Il est donc urgent de délimiter, en dessous des limites du Parc du la Vanoise, des zones, où les chamois bénéficiant d'une protection intégrale en été pourraient trouver refuge en hiver. L'avifaune de ces pessières (H. TOUNIER et coll. 1979) présentent un nombre moyen d'espèces par station relativement élevé (12) est marquée par la présence de l'accenteur mouchet (*Prunelia modularis*), du roitelet huppé (*Regulus regulus*), du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et du pouillot véloce (*Phylloscopus collybyta*) plus fréquemment rencontrés ici, alors que certaines espèces peuvent être fréquentes dans d'autres milieux comme le bec croisé des sapins (*Laxia curvirostra*), la mésange noire (*Parus ater*), le merle à plastron

(*Turdus torquatus*) et la chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*). La pessière alpine constitue donc un milieu particulièrement riche au plan biologique

Les faciès calcicoles (pessière à valériane) et très humides (pessière à adénostyle) possèdent un nombre moyen d'espèces végétales par relevé plus élevé et, vraisemblablement, par conséquence, une faune caractéristique.

Les **formations arbustives** à aune vert (*Alnetum viridis*) sont particulièrement étendues sur le territoire étudié. Leur surface soumise à d'importantes avalanches ne paraît pas pouvoir être l'objet d'aménagements touristiques ; néanmoins il convient de souligner leur intérêt pour la zone étudiée. En effet, l'aunaie de la vallée du Doron de Champagny constitue le peuplement de ce type le plus étendu en Europe et, à ce titre, mérite des mesures de protection. Si sa composition floristique est à la fois typique et variée, son avifaune ne présente qu'un nombre moyen d'espèces assez faible (10,1) seule la fauvette des jardins (*Sylvia borin*) pouvant prétendre au rang de caractéristique relative. Il faudrait vraisemblablement rechercher en dehors de l'avifaune, des groupes systématiques, particulièrement intéressants.

Les **groupements herbacés** appartiennent aux pelouses des alliances *Triseto-Polygonion* ou *Nardo-Gallion* qui ne présentent pas généralement une grande diversité floristique alors que la moindre touffe de mélèze qui s'y installe peut être favorable à la grive litorne (*Turdus pilaris*), espèce en voie de colonisation vers l'ouest.

Cette série peut abriter des milieux de grand intérêt biologique, les **tourbières** à sphaignes qui paraissent rares dans les Alpes internes françaises. Le lac Noir de la forêt de Bellentre mérite une attention particulière à ce titre d'autant qu'il a servi de refuge à son voisinage à des espèces vasculaires peu abondantes pour la région (*Lycopodium clavatum, Blechnum spicant*) et qu'il est totalement encerclé par les aménagements de la station de la Plagne. Une modification de la qualité des eaux ayant été constatée (alcalinisation par exemple), il paraît indispensable d'étudier les mesures de protection destinées à sauvegarder ce milieu paraissant bien menacé.

2. Série du pin cembro-mélèze

Du point de vue botanique, c'est une série extrêmement diversifiée, aussi bien à l'intérieur d'un même type de formation par l'intervention des substrats ou des expositions, que par suite des différentes activités humaines. Cette série mérite donc un intérêt particulier, d'autant plus que c'est dans son domaine que se sont installés la majeure partie des établissements touristiques (stations de Val d'Isère, des Arcs, de La Rosière, de La Plagne, de Courchevel pour ne citer que les plus importantes).

Elle est particulièrement bien caractérisée sur **roche-mère acide en exposition nord**. Son stade arboré final correspond alors à l'association du *Rhododendro-Cembretum*, magnifique formation où, au-dessus d'une lande continue d'Ericacées le rhododendron prédominant, s'élève majestueusement le pin cembro au port puissant accompagné du mélèze et de l'épicéa. Il est assez rare que ce type de formation ait résisté aux interventions humaines, aussi les quelques lambeaux qui subsistent en bon état, peuvent-ils être considérés comme des **reliques** de plusieurs millénaires, comme l'attestent les profils des sols correspondant à des podzols humo-ferrugineux obligatoirement très anciens et doivent, de ce fait être impérativement conservés et protégés. Le tapis herbacé est très réduit en densité et en diversité, ce qui ne l'empêche pas de recéler quelques espèces végétales rares. L'ouverture de la strate arborescente autorise la vie d'Oiseaux de plus grosse taille. Le casse-noix (*Nucifraga caryocatactes*) y trouve sont plein développement et il n'est pas rare d'y rencontrer ses «salles à manger» jonchées de débris des cônes d'arolle. Le tétras-lyre (*Lyrurus tetrix*) est également inféodé, dans la région, à ce type de milieu. En liaison avec le développement des voies de communication et, surtout, des équipements liés au tourisme hivernal, il semble régresser rapidement dans beaucoup de sites du domaine étudié. M. DELMAS et A. MIQUET (1985) viennent de rendre compte des résultats obtenus par l'ensemble des organismes intéressés à l'évolution de cette espèce et, plus spécialement, par le Parc National de la Vanoise. Des dénombrements effectués chaque année depuis 1980, on peut conclure que les zones équipées anciennement présentent des densités approximativement quatre fois plus faibles (0,4 coqs/100 ha) que les zones non équipées (1,8), et que les zones équipées depuis 1980 ont vu leur nombre chuter de 50 %. Il subsiste néanmoins, en beaucoup d'endroits, des densités comparables à celles trouvées dans des régions non équipées. Pour un maintien de l'espèce, dont l'aire en France coincide avec les Grandes Alpes touristiques, il faut donc surveiller très attentivement cette évolution et veiller à ce que, progressivement, les territoires possibles ne soient pas trop grignotés, ce qui rendrait alors la survie de l'espèce très problématique dans notre domaine. Les équipements interviendraient en période d'hivernage par suite du dérangement dû aux skieurs, provoquant un abandon des zones naturelles pour des zones-refuges qui assurent alors de moins bonnes conditions et, donc, à plus ou moins brève échéance, une réduction des populations de tétras-lyre. La reproduction serait également directement affectée par l'installation des équipements ou des établissements touristiques sur les arènes de parade nuptiale situées sur des buttes ou des crêtes, ainsi que par les altérations des zones de nidification. Enfin, les percussions, dans les divers câbles liés au tourisme hivernal (remontées mécaniques, lignes électriques) seraient à l'origine d'un taux élevé de mortalité. Cet ensemble de données suffit à expliquer l'intérêt que suscite le tétras-lyre et, par là-même, son biotope. Pour l'ensemble des oiseaux nicheurs (J. BROYER et coll. 1983), on constate, dans l'ensemble, une diminution de la richesse spécifique puisqu'en moyenne, par station, on ne relève plus que 8,9 espèces ; mais il faut bien signaler qu'au fur et à mesure de la montée en altitude cette avifaune se spécialise et perd, de ce fait, les espèces les plus banales des milieux de plaines.

La **lande à rhododendron**, en l'absence d'arbres, se caractérise également par la perte de nombreuses espèces végétales et animales. Dans sa partie supérieure, elle passe à une formation en mosaïque constituée par des éléments de lande à airelle des marais (*Vaccinium uliginosum*) et de pelouses à nard (*Nardus stricta*).

C'est, en effet, dans ces milieux que se sont installés les alpages les plus étendus et présentant la plus grande densité en tête de bétail. Ces pelouses ont été entièrement gagnées sur les formations précédentes et, à la suite de la diminution actuelle du pâturage, due à la régression des effectifs de la main d'oeuvre, on peut observer en beaucoup d'endroits une reprise de la végétation ligneuse. En exposition fraîche et sur sol acide, ce sont les groupements du *Nardion* qui constituent ces pelouses, leur nombre d'espèces par relevé (VERTES, 1982) reste élevé (39) mais de nombreuses espèces banales sont présentes, rencontrées abondamment à des niveaux inférieurs. Ce n'est pas ici qu'il faut rechercher les causes du renouvellement de la flore en altitude. Parallèlement, le nombre d'Orthoptères par prélèvement diminue (4,9), VOISIN, 1986) mais en cas de surpâturage (ou de piétinement par les touristes en été) il passe à des taux très faibles (3,1).

Un **substrat riche en calcium**, spécialement sur les gypses et cargneules du Trias, provoque un enrichissement de la flore et, corrélativement, de la faune. Cela est particulièrement net lorsque le pin cembro et les autres espèces acidophiles parviennent à s'y installer, les épaisses couches acides de l'humus

permettant un certain isolement vis à vis d'un substrat hypercalcique. Seuls deux sites parviennent à ce stade : celui de la station «mère» de la Plagne et le versant onental de la crête du Mont Charvet. Sur une topographie de dolines gypseuses, la lente évolution de la végétation et du sol y a provoqué la juxtaposition des flores baso- et acidophiles (GENSAC, 1985). Un tel type de végétation est exceptionnel et confère aux sites en question une valeur internationale. Si la crête du Mont Charvet, où la formation n'a qu'une faible surface, paraît actuellement à l'abri de l'aménagement touristique, il n'en est pas de même du cirque de la Plagne (de Mâcot) où la surface boisée s'est vue progressivement amenuisée et fragmentée. Néanmoins, il faut absolument sauvegarder les lambeaux qui ont survécu miraculeusement.

Ce même type de substrat fournit également des pelouses d'une très grande richesse floristique (46 en moyenne par relevé) et l'abondance des graminées et des légumineuses en font des pâturages particulièrement appréciés. Cependant, ils offrent des pentes douces propices à la pratique d'un ski à la portée de tous et à la promenade estivale ; ces gras pâturages se sont donc transformés en champ de ski d'hiver (ce qui ne porte pas atteinte directement à leur valeur pastorale) et sont fréquentés en abord de la station (La Plagne, Tignes) par les piétons ou les véhicules tout terrain à 4 ou 2 roues, durant l'été, ce qui, à brève échéance ne peut correspondre qu'à une profonde transformation des différentes biocénoses.

Sur les **adrets**, les pelouses occupent davantage de place que les bois et les landes. Les forêts ne présentent de surfaces importantes que dans la montée du Petit Saint Bernard où elles forment un *Junipero-Cembretum* mal caractérisé. Les landes à genévrier nain sont plus étendues, et peuvent être fréquentées par le bruant fou (*Emberiza cia*) (TOURNIER, com. verb.). Les pâturages appartiennent également au *Nardion* alors que les pelouses à fétude dorée (*Festucetum spadiceae*) se situent à leur limite septentrionale pour les Alpes françaises. Ces dernières pelouses constituent des groupements particulièrement riches en espèces végétales (42 par relevé) et, vraisemblablement, très diversifiée par leur faune, car la structure en plusieurs strates qu'elles offrent, crée un nombre élevé de niches écologiques. Leur développement précoce assure leur nourriture aux grands herbivores et en particulier au bouquetin.

L'étage subalpin présente également des milieux particuliers, comme ceux de l'alliance *Chenopodion subalpinum* des abords de chalets, dont la vigueur des appareils souterrains de l'espèce principale, *Rumex alpinus*, permet une longue survivance à la suite de l'abandon des pâturages (anciens reposoirs). On peut citer également, pour leur riche floraison, les groupements de bord de ruisseau du *Calthion*.

C — *ÉTAGE ALPIN*

Étant intégralement situé au-dessus de 2200 m, il correspond pour sa plus grande partie, dans la région, au Parc National de la Vanoise et jouit donc des protections qui découlent de ce statut, sauf pour les massifs frontaliers allant de la Grande Sassière au Sud, au Petit St-Bernard au Nord et quelques massifs isolés et restreints situés en dehors du Parc C'est donc un ensemble protégé sur une très vaste surface et ceci depuis 1963. Les résultats de cette protection sont particulièrement démonstratifs pour les grands Ongulés et, si des inventaires avaient pu être établis pour d'autres groupes de la faune et pour la flore, le rôle bénéfique du Parc dans le domaine de la protection serait amplement démontré. Les observations de A. TROTEREAU (1976) sur l'évolution de la flore de la réserve de la Grande Sassière depuis sa création montrent bien le rôle que peut jouer la protection à cet égard. L'efficacité d'une telle mesure réclame sa permanence, c'est pourquoi le principe de l'intangibilité des limites du Parc doit être ardemment défendu, la protection n'étant pas possible dans un cadre provisoire à géométrie variable.

Pour ce qui concerne la végétation, la nature du substrat qui est constamment renouvelé en surface joue un rôle fondamental permettant de discerner deux séries que la macrofaune ne paraît pas liée à cette variable.

La **série acidophile** à *Carex curvula* présente pour tous ses groupements un nombre plus restreint d'espèces (25 par relevé pour la pelouse type) que la série basophile. Elle ne manque cependant pas d'intérêt en Vanoise car les surfaces qu'elle recouvre, avec de grandes possibilités de diversification, sont très étendues. Le massif, et la crête frontière présentent sur le versant de la Tarentaise une extension atteinte nulle part ailleurs en France, les massifs du Mont Blanc, de l'Oisans-Pelvoux, de l'Argentera offrant de trop fortes pentes dans l'étage alpin pour permettre aux groupements de pelouses de couvrir une surface suffisante à leur complète expression. Les pelouses du *Caricetum curvulae* sont donc très bien représentées, certaines espèces rares pouvant s'y trouver (*Gentiana alpina* par exemple). Les groupements spécialisés peuvent s'y révéler très intéressants comme ceux du *Loiseleurion*, avec son cortège de lichens, sur les croupes ventées situées en limite de l'étage subalpin, témoin d'une étroite adaptation des espèces aux conditions de milieu. C'est également le cas des combes à neige du *Salicion herbaceae*. Ces deux derniers groupements se présentent en Vanoise sous leur aspect le plus typique.

D — *FORMATIONS AZONALES*

Certains systèmes appartiennent à plusieurs étages ou à plusieurs séries, car un facteur écologique y prédomine avec une telle intensité que les influences climatiques qui déterminent les étages, passent au second plan. C'est le cas des milieux plus ou moins immergés, des falaises et rochers.

Les **milieux liés à l'eau** sont différents suivant qu'elle est courante ou stagnante. Les groupements végétaux des **sources** présentent une grande diversité dans leur composition floristique (alliances du *Cratoneurion commutati* et du *Cardomino-Montion*) à floraison très brillante, certainement très riches en mousses pour lesquelles aucun inventaire n'a pu être fourni jusqu'à ce jour. Ces groupements peuvent être fréquentés par la bergeronnette des ruisseaux (*Motacilla cinerea*) et le cincle (*Cinclus cinclus*). Au printemps, les torrents s'écoulent sur les pentes faibles en élargissant leur cours et en déposant blocs, cailloux et limons sur de vastes surfaces, les **glières**. Celles-ci, du fait d'une très grande variété dans la nature des dépôts, offrent une diversité élevée de groupements dont beaucoup peuvent être englobés dans l'alliance de l'Epilobion fleischeri.Ce sont des milieux de grand intérêt biologique ainsi que ceux constitués par les **eaux suintantes**, rochers inondés et ruisselets, comme dans les gorges de Malpasset où la flore lichénique aquatique (ASTA et coll, 1973) est riche en espèces rares. Les **lacs** font actuellement l'objet d'un inventaire biologique, ils présentent des richesses plus ou moins grandes en algues planctoniques, les lacs du Clou, Noir (des Bellevilles), du Grand Chardonnet, du Grand Plan, du Lou et Verdet étant les plus diversifiés (MARTINOT et RIVET, 1985).

Les **marécages** sont fréquents et, si les marais acides du *Caricion fuscae* ont une flore d'une extrême pauvreté avec moins de 10 espèces par relevé, la diversité est plus grande pour ceux du *Caricion davallianae* (19 espèces par relevé) lesquels peuvent présenter quelques espèces rares. Au-dessus de 1500 m, l'avifaune liée au marais a complètement disparu et seules quelques espèces limicoles comme le chevalier gui-

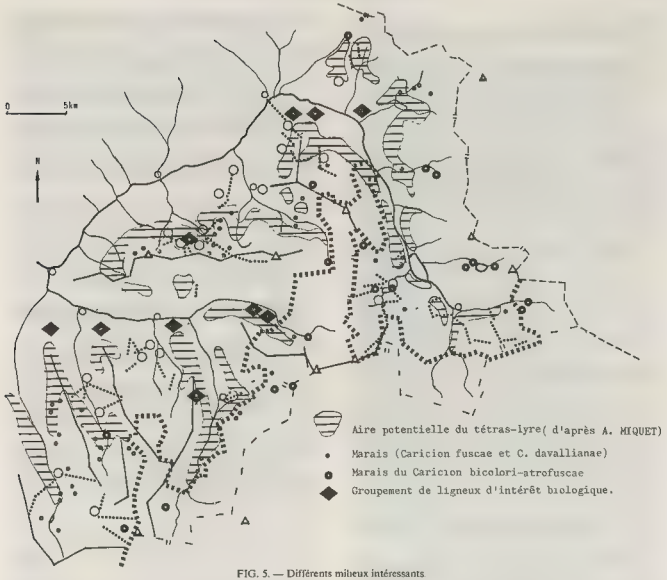


FIG. 5. — Différents milieux intéressants

nette (*Tringa hypoleucos*) peuvent être rencontrées accidentellement en été. Le grand intérêt des zones humides de Vanoise réside en la grande fréquence des marais appartenant à l'alliance du *Caricion bicolori-atrofuscae* dont *B. BRESSOUD* et *A. TROTEREAU* (1984) ont fourni un récent inventaire pour la région. Ces groupements présentent, en effet, un immense intérêt historique : ce sont des *formations reliques de l'époque glaciaire* ; un intérêt chorologique, car ces marais constituent une particularité remarquable de cette partie de la Savoie, plusieurs stations comptant parmi les plus riches de l'arc alpin ; enfin un intérêt phytosociologique, six associations peuvent être définies en Tarentaise et en Vanoise, correspondant chacune à un biotope ou conditions particulières de milieu. Ce sont donc des groupements exceptionnels qu'il convient de protéger de façon absolue et qui ont déjà énormément souffert des équipements touristiques : station de Tignes-le-lac, de la Daille, remontées du col de l'Iseran, gravière du Plan du Fruit (Les Allues), autant de sites où les groupements ont été détruits.

Les **milieux de rochers et de falaises** représentent également des zones de refuge pour une flore particulièrement adaptées à supporter des périodes estivales de sécheresse et des froids hivernaux intenses. Ils possèdent également une avifaune spécialisée avec quelques espèces assez rares pour la Vanoise comme le merle de roche (*Monticola saxatilis*) ou le crave (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), exceptionnel sur les adrets de Tarentaise.

L'analyse, série par série, milieu par milieu, a permis de dégager les principaux milieux naturels intéressants et devant bénéficier d'une protection. Une carte synthétique peut en être tirée dont la valeur n'est qu'indicative (Fig. 5).

CONCLUSION

La protection du patrimoine biologique en région de montagne requiert des mesures appropriées reposant sur une analyse fine du milieu. Quatre phases successives doivent se dérouler lors de l'élaboration de ces mesures :

1. recours aux inventaires existants et hiérarchisation des

valeurs patrimoniales.

2. enquêtes de terrain s'appuyant sur données cartographiques.

3. élaboration des mesures en tenant compte des équipements projetés et de la sensibilité du milieu.

4. suivi des aménagements et de leurs conséquences, et, si besoin est, modifications appropriées.

Le recours aux inventaires souligne tout l'intérêt que présentent ces derniers qui, sont encore très incomplets à l'heure actuelle pour un grand nombre d'unités systématiques. Dans ces conditions, la flore vasculaire constitue la seule possibilité réelle pour justifier des mesures de protection, étant bien compris que ce n'est pas l'espèce qui est seulement visée, mais aussi son milieu de vie, son biotope, car la présence de cette espèce rare révèle l'existence dans la station de conditions particulières, donc d'un système biologique dont l'ensemble des caractéristiques mérite une attention particulière.

La reconnaissance de terrain exige le recours aux méthodes cartographiques et elle sera d'autant plus aisée si, au préalable, une carte dite écologique existe, cette carte traduisant les différentes affectations du milieu naturel et l'intérêt patrimonial présenté par les différentes parcelles du territoire. Là encore, les études concernant la végétation présentent un degré d'évolution suffisant pour fournir un canevas satisfaisant. La connaissance précise des groupements végétaux paraît bien être fondamentale dans la reconnaissance de l'intérêt biologique que peut présenter tel ou tel site, si bien qu'une carte écologique se trouve obligatoirement reposer, à la base, sur la répartition des groupements végétaux.

L'élaboration des mesures de protection implique un dialogue entre les scientifiques, seuls compétents pour fournir une évaluation patrimoniale du milieu naturel et ceux qui ont le pouvoir de décision (responsables à divers titres des collectivités locales et promoteurs de station). Il ne semble pas actuellement que les conditions nécessaires à un tel dialogue soient réunies. Sans vouloir rejeter sur un groupe particulier la responsabilité d'une telle situation, les scientifiques étant naturellement disposés à présenter leurs arguments, il reste à leurs interlocuteurs à bien vouloir entendre leur avis. Il faut donc, espérer que pour la haute montagne française, la discussion puisse un jour s'établir, comme cela se passe depuis longtemps pour la plupart des autres pays alpins.

Les résultats des mesures prises doit ensuite pouvoir être contrôlé. Il est clair que toutes ces opérations (réalisation des inventaires, cartographie, élaboration des mesures, suivi) réclament l'intervention de personnels compétents ; il est donc nécessaire de créer d'urgence des filières de formation et ceci dans l'intérêt des communautés nationales et internationales.

BIBLIOGRAPHIE

MÉTHODES D'ÉVALUATION

ANATONIAZZA (M.), BEGUIN (Cl.), HEGG (O.), MULLER (H.U.), ZOLLER (H.), 1980. — Indices biocénotiques pour l'évaluation de la valeur des écosystèmes dans la région des trois lacs jurassiens. *3ème séminaire de phytosociologie appliquée*, Metz, 135-152.

AYMONIN (G.G.), 1975. — Périmètres protegés et régressions d'espèces végétales *Bull Ecol.*, **6**, 3, 245-251.

BAEYENS (L.), BERTEN (R.), GABRIELS (J.), 1977. — Évaluation quantitative des aspects esthétiques et biologiques du paysage. «*Evaluation des écosystèmes*» Mons, 34-43

BEGUIN (Cl.), HEGG (O.) et ZOLLER (H.), 1978. — Cartographie de la végétation d'après un quadrillage kilométrique. *Géographie helvetica*, 1, 45-48

BLANDIN (P.), 1986. — Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques *Bull. Ecol.*, 17, 4, 213-307.

BLONDEL (J.), FERRY (C.) et FROCHOT (B.), 1973. — Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41, 63-84

BOURNERIAS (M.), 1980. — Les critères de cotation des milieux naturels utilisés dans l'inventaire écologique du département de l'Aisne *3ème séminaire de phytosociologie appliquée*, Metz, 69-74

CACHAN (P.), 1980. — L'évaluation des paysages d'une vallée de la montagne vosgienne sous l'influence des changements socio-économiques. *3ème séminaire de Phytosociologie appliquée*, Metz, 27-46

DUVAL (J.), 1980. — Adjonction d'un critère «M» (valeur écosystème d'un milieu) à l'échelle de cotation des milieux naturels de LUCAS *3ème Séminaire de Phytosociologie appliquée*, Metz, 51-55.

DUVIGNEAU (J.), LAMBINON (J.), SCHUMACKER (R.), 1978. — L'évaluation des écosystèmes Quelques réflexions à propos de la réunion organisée à Mons sur ce thème le 7 juin 1977. *Naura mosana*, 31, 171-183.

FROMENT (A.), NEF (L.), 1980. — La carte d'évaluation biologique de la Belgique. *3eme séminaire de phytosociologie appliquée*, Metz, 7-13

GENSAC (P.), 1981. — Recherches méthodologiques sur une carte de l'environnement de la région Rhône-Alpes dans un but de protection de la nature. *Doc. Cart Ecol*, XIX, 99-102.

JOYE (G.), 1978. — Problèmes d'aménagement du territoire et de conservation de la nature Les méthodes d'évaluation des sites et des paysages. *Natura mosana*, 31, 1-17

LUCAS (A.), 1973. — Une échelle de cotation des milieux naturels. *Pen ar Bed*, NS 9, 71, 1-5.

MANNEVILLE (O.), 1983. — *Critères et méthodes de détermination et de délimitation des zones d'intérêt naturel en vue d'une éventuelle protection.* Application au massif des Bauges et à la cluse d'Annecy (Savoie et Haute-Savoie, France) Essai d'extension à d'autres régions. Thèse de spécialité, Écologie appliquée, Grenoble I, 60 p

NEF (L.), 1977 a. — Considérations sur le choix des critères d'évaluation écologique. «*Evaluation des écosystèmes*», Mons, 5-9.

NEF (L.), 1977 b. — Fonction, gestion, évaluation de l'environnement. *Rev. Quest. Sci.*, 148, 2, 145-164.

NEF (L.), 1980. — Problèmes concernant les critères et l'évaluation biologique de l'environnement. *3ème séminaire de phytosociologie appliquée*, Metz, 1-6

O'CONNOR, 1974. — Ecological basis for conservation. «*Conservation in practice*» London, Warren et Goldsmith, 87.

OZENDA (P.), 1986. — *La cartographie écologique et ses applications.* Paris, Masson, 160 p

PIERART (P.), WATTIEZ (E.), 1977. — Considérations générales sur l'évaluation des écosystèmes. «*L'évaluation des écosystèmes*», Mons, 10-19.

TOMBAL (P.), MERIAUX (J.L.), 1980. — Contribution à une méthode propre à inventorier, évaluer et hiérarchiser les sites naturels à l'échelle régionale et nationale. *3ème séminaire de phytosociologie appliquée*, Metz, 57-68

TUBBS (C.R.), BLACKWOOD (J.W.), 1971. — Ecological evaluation of land for planning purposes. *Biol. conservation*, 3, 169-172

UNESCO, 1974. — Les critères et les lignes directrices du choix et de la constitution de réserves de la biosphère *MAB 22.*

GÉNÉRALITÉS SUR LES ALPES DU NORD

BLANCHARD (R.), 1956. — *Les Alpes occidentales*. II. 2. Les Grandes Alpes du Nord, la Tarentaise, 431-540 Grenoble, ARTHAUD.

BRAUN-BLANQUET (J.), 1961 — *Die inneralpine Trockenvegetation*. Stuttgart, FISCHER, 273 p.

DOBREMEZ (J.F.), VARTANIAN (M.C.), 1974 — Climatologie des séries de végétation des Alpes du Nord. *Doc Cart. Ecol.*, XIII, 29-48.

GENSAC (P.), 1977. — Sols et séries de végétation dans les Alpes Nord-Occidentales (partie française). *Doc. Cart. Ecol*, XIX, 21-44.

INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL. — *Département de la Savoie*, 201 p.

LABORATOIRE DE BOTANIQUE ET BIOLOGIE VÉGÉTALE DE GRENOBLE, 1974. — Carte de la végétation potentielle des Alpes Nord-occidentales (partie française). *Doc. Cart. Ecol.*, XIII, 9-27.

OZENDA (P.), 1985. — *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Paris, Masson, 344 p.

OZENDA (P.), WAGNER (H.), 1975. — Les séries de végétation de la chaîne alpine et leurs équivalences dans les autres systèmes phytogéographiques. *Doc. Cart. Ecol.*, XVI, 49-64.

PAUTOU (G.), RICHARD (L.), 1982. — Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles 48 Annecy - 54 Grenoble. *Carte de la végétation de la France*, au 200 000e, CNRS, Paris. 316 p

INVENTAIRES

La bibliographie concernant les milieux naturels a fait l'objet d'un recensement très complet dans :

NEUBURGER (M.C.), 1982. — Recueil et traitement d'une documentation scientifique sur le pays de Vanoise en tant que cellule représentative du système alpin. *Trav. Sci. Parc. Nation. Vanoise*, XII, 146.

Nous avons extrait de cet ouvrage les travaux publiés récemment Pour une bibliographie exhaustive, nous renvoyons le lecteur à cet ouvrage

ZOOLOGIE

INSECTES

Orthoptères

DREUX (Ph.), 1961. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. *Ann. Sci. Nat.*, 12e série, Zool. et Biol animale, III, 323-766

DREUX (Ph.), 1970. — Catalogue des Orthoptères du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation Vanoise*, I, 75-118

VOISIN (J.F.), 1986. — Évolution des peuplements d'Orthoptères dans le canton d'Aime (Savoie). *Trav. Sci. Parc. Nation. Vanoise*, XV, 229-254.

Lépidoptères

BOURGOGNE (J.). — Premier inventaire des Macrolépidoptères et Pyralides du Parc National de la Vanoise *Trav. Sci. du Parc. Nation. Vanoise*, III, 115 131.

BOURGOGNE (J.). — Supplément à l'inventaire des Macrolépidoptères et Pyralides du Parc National de la Vanoise *Trav Sci du Parc Nation* VI, 175-181.

BUVAT (R.), 1972. — Parc National de la Vanoise. Inventaire de la faune entomologique. Crambidae (Pyralidae et Microlépidoptères) récoltés aux environs de Pralognan entre le 27 juillet et le 1er août 1970 *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*. II, 179-185

BUVAT (R.), 1983 — Microlépidoptères de Haute-Maurienne peu connus en France ou nouveaux pour notre faune. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise* XIII, 169-173

Diptères

SERRA-TOSIO (B.), 1974 — La mouche des glaciers, *Diamesa steinboecki* Goetgh. insecte de montagne à ailes réduites (*Diptera chironomidae*). *Trav Sci. Parc Nation. Vanoise*., V, 165-189

SERRA-TOSIO (B.), 1978. — Les Diptères chironomides du lac du Mont Coua (Parc National de la Vanoise). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise* IX, 141-145

VAILLANT (F.), 1973 — Quelques insectes diptères à larves aquatiques du Parc de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise* III, 133-165.

Poissons

MARTINOT (J.P.), 1978. — Acclimatation de l'Omble du Canada, *Salvelinus namaycush* Walbaum (Salmonidae) dans un lac de haute monta gne du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, IX, 103-139

MARTINOT (J.P.), 1979 — *Écologie et gestion piscicole des lacs de haute altitude du Parc National de la Vanoise*. Thèse de spécialité, Ecologie appliquée, Grenoble I, 127 p

Amphibiens et Reptiles

MARTINOT (J.P.), 1986. — Repartition et statut de protection des amphibiens et reptiles du P.N.V. et de sa zone périphérique. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XV, 225-269

Oiseaux

ATLAS ORNITHOLOGIQUE RHONE-ALPES, 1977. — *Les oiseaux nicheurs rhônalpins* Lyon, CORA, 354 p.

BROYER (J.), LEBRETON (Ph.) et TOURNIER (H.), 1983. — Les enseignements d'un transect ornithologique en Maurienne IX. Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise II. Contribution à l'étude des relations Avifaune/altitude. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XIII, 183-210.

DELMAS (M.), 1985 — Resultats de six années de dénombrement de tétras-lyre au chant en Haute-Tarentaise. *Séminaire «tétras-lyre et ski»*, Champagny, 17-21.

LEBRETON (Ph.), TOURNIER (H.), 1972. — Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise I. Inventaire des oiseaux de la Haute-Maurienne. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, II, 153-172.

MARTINOT (J.P.), 1983 — L'Aigle royal (*Aquila chrysaëtos*) dans le département de la Savoie, plus particulièrement dans le Parc National de la Vanoise (France) *Trav Sci. Parc Nation. Vanoise* XIII, 175-181

MIQUET (A.), 1985. — Impacts de la pratique du ski sur une population de tétras-lyre en période d'hivernage. *Séminaire tétras-lyre et ski*, Champagny, P.N.V. 8 p.

MIQUET (A.), 1985. — Impacts des aménagements des stations de ski sur une population de tétras-lyre en période de reproduction *Séminaire «tétras-lyre et ski»*, Champagny, P.N.V. 26-32.

MIQUET (A.), 1985. — Premiers résultats d'une enquête sur la mortalité du tétras-lyre par percussion dans les câbles. *Séminaire «tétras-lyre»*, Champagny, P.N.V. 33-36

TOURNIER (H.) et LEBRETON (Ph.), 1973 — Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise II, Activités ornithologiques durant l'année 1971. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, III, 167-178

TOURNIER (H.) et LEBRETON (Ph.), 1974. — Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise III. Inventaire des oiseaux de la Haute-Tarentaise *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, V, 199-211

TOURNIER (H.), LEBRETON (Ph.), MAGNOULOUX (D.) et BETHMONT (M.), 1979 — Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise VII. L'avifaune des pessières savoyardes. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, X, 83-109.

MAMMIFÈRES

ARIAGNO (D.), 1976 — Essai de synthèse sur les Mammifères sauvages de la region Rhône-Alpes. *Mammalia*, 40, 1, 125-160

BIANCHETTI (J.F.), 1971. — *Le bouquetin des Alpes dans le massif de la Vanoise* Thèse Doct. Vétérinaire, Fac. Médecine, Paris-Créteil, 107 p

REYDELLET (M.), 1971. — Le grand seigneur de la Vanoise . le Bouquetin *Rev. forest. fr* , n° spécial «les Parcs Nationaux français, 116-122.

WIERSEMA (G.), 1983. — L'habitat saisonnier du bouquetin (*Capra sheri* L.) dans le Parc National de la Vanoise *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XIII, 211-222

BOTANIQUE

Algues

BAIER (P.), 1978 — Contribution à la connaissance des Desmidiées du Parc National de la Vanoise. Lac du lait et lac Blanc de Termignon. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, IX, 147-162.

BAIER (P.), MARTINOT (J. P.) et RIVET (A.), 1984 — Typologie écologique des lacs de haute altitude du Parc National de la Vanoise en vue de leur gestion. Étude du phytoplancton. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XIV, 61-108

Champignons

ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.), 1972 — Premier aperçu de la végétation lichénique du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, II, 73-105.

ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.), 1973. — Étude de quelques groupements lichéniques saxicoles et calcicoles du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, III, 73-104.

ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.), 1974. — Compléments à l'étude de la végétation lichénique du Massif de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation Vanoise*, V, 105-112

ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.), 1975. — Staurothele sapandica ASTA, CLAUZADE et ROUX espèces nova. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, VI, 89-93.

ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.), 1976. — Compléments à l'étude de la végétation lichénique du massif de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*. VII, 91-100.

EYNARD (M.), 1977 — *Contribution à l'étude écologique des Agaricales des groupements à Salix herbaceae*. Thèse de spécialité, Biologie végétale, Lyon I, 189 p.

KUHNER (R.), 1974. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Agaricus* Lex Fr. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, V, 131-147

KUHNER (R.), 1981. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Alnicola* Kühner. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, V, 131-147.

KUHNER (R.), LAMOURE (D.), 1970. — Agaricales de la zone alpine. . Introduction. *Bull. Soc. mycol. Fr.*, LXXXVI, 4, 875-880.

LAMOURE (D.), 1972. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Chlorophe. Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, II, 107-152.

LAMOURE (D.), 1974. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Omphalina* (1ère partie). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, V, 149-164.

LAMOURE (D.), 1975. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Omphalina* (2eme partie). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, VI, 153-166.

LAMOURE (D.), 1977. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Cortinarius* Fr., sous-genre *Telamonia* (Fr.) Loud. Première partie. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*., VIII, 115-148.

LAMOURE (D.), 1978. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Cortinarius* Fr., sous-genre *Telamonia* (Fr.) Loud (suite). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*., IX, 77-101

LAMOURE (D.). 1984. — Agaricales de la zone alpine. Genre *Cortinarius*, Fr sous-genre *Dermocybe* Fr. s. Fayod. *Trav. Sci. Parc National Vanoise*, XIV, 55-59

Végétaux vasculaires

ANONYME, 1977. — *Étude sur les régressions d'espèces végétales en france*. Doc. DPN. Min. Environnement, 58 p

BREISTROFFER (M.), 1960. — Supplément sommaire au catalogue de plantes vasculaires de la Savoie. 85e Congrès Soc. Savantes, Chambéry —Annecy, 359-376

DELPECH (R.), 1981. — Inventaire des plantes fourragères des prairies et alpages du Parc National de la Vanoise. Signification écologique et agronomique (1ère partie). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XI, 135-148

EVRARD (F.), CHERMEZON (H.), 1917 — Sur la flore de la Haute-Tarentaise. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 64, 163-202.

EVRARD (F.), CHERMEZON (H.), 1918. — La végétation de la Haute-Tarentaise. *Bull. Soc. Bot. Fr*, 65, 153-209.

GARRAUD (L.), 1981. — Contribution à l'étude de la flore du Parc National de la Vanoise. Vallée de la Pessey-Nancroux (Savoie). *Bull. mens. Soc. Linéenne de Lyon*, 50e année, 7, 239-240.

GENSAC (P.), 1974 — Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. Sci. Parc National Vanoise*, IV, 232 p.

PERRIER DE LA BATHIE (E.), 1917-1928. — *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de Savoie*. Département de la Savoie et de la Haute-Savoie, plateau du Mont Cenis. Paris, KLINCKSIECK, 2 vol. 433 p. et 415 p.

TROTEREAU (A.), 1976. — Premières observations botaniques après l'arrêt du passage des transhumants dans le vallon de la Sassière. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*., VII, 101-105

TROTEREAU (A.), 1983. — Contribution à l'étude du genre Gentiana dans le Parc National de la Vanoise et régions limitrophes. *Trav. Sci. Parc Nation Vanoise*. XIII, 101-127

TROTEREAU (A.), 1986. — Phytogéographie et écologie de quelques taxons rares du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*. XV, 189-200

Données biocénotiques et cartographie écologique

ANONYME, 1982. — *Relevé de données sur l'environnement en Tarentaise*. Min. Urb. et log. — Min. Envir. 67 p. + cartes.

BARRY (J.P.), 1960. — Contribution à la phytogéographie du massif de la Vanoise. *Rev. gén. Bot.*, 67, 257-297

BLONDEL (J.), 1980 — L'influence du morcellement du paysage sur la structure des communautés. *Acta oecol., Oecol. gener.*, 1, 1, 91-100.

BRESSOUD (B.), 1986. — *Chorologie, écologie et sociologie du Caricion maritimae dans les Alpes*. Thèse, Lausanne, 267 p.

BRESSOUD (B.) et TROTEREAU (A.), 1984. — Le *Caricion bicolori-atrofuscae*, alliance arctico-alpine, dans les marais du massif de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*. XIV, 9-44

CADEL (G.), 1980. — Séries de végétation et sols du subalpin brançonnais sur roches-mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Bull. Ass. Fr. Et. du sol*, 249-264

CLAUDIN (J.), 1970. — *Sol et végétation de l'étage alpin sur roche-mère acide dans la région du col de Chavière*. Parc National de la Vanoise. Thèse de spécialité, Biol. vég. Grenoble I, 104 p

CLAUDIN (J.) et GENSAC (P.), 1973. — Carte de la végétation et conditions écologiques de la région du col de chavière (Parc National de la Vanoise) *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, III, 27-41

DELPECH (R.), 1976. — Recherches sur la végétation des alpages (Inventaire et typologie, utilisation, potentialités. Valeur bio-indicatrice, dynamique et expérimentation). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, VII, 69-90

EYNARD (M.), 1978. — Contribution à l'étude écologique de deux groupements végétaux à *Salix herbacea* des environs du col de l'Iseran. *Trav. Sci parc Nation. Vanoise*, IX, 25-51.

GAPILLOUT (A.), 1978 — Carte écologique du bassin du bourg St-Maurice. *Doc. Carte Ecol.*, XV, 41-58

GENSAC (P.), 1975. — *Les forêts d'épicéa de Tarentaise. Recherches des différents types de pessière*. Thèse Grenoble, 190 p. et *Rev. gén. Bot.*, 74, 425-528.

GENSAC (P.), 1972. — Notice explicative de la carte écologique Modûtiers —Parc National de la Vanoise 1/100 000e. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, II, 49-71.

GENSAC (P.), 1973. — Particularités de l'étage subalpin dans le massif de la Vanoise. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 120, 397-406.

GENSAC (P.), 1976. — Végétation des milieux humides de la vallée supérieure du Ponturin. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, VII, 59-67.

GENSAC (P.), 1979. — Les pelouses supraforestières du massif de la Vanoise. Contribution à l'inventaire et à l'étude écologique des groupements végétaux du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, X, 111-243.

GENSAC (P.), 1985. — Évolution du site d'une station hivernale (La Plagne, Savoie). *Doc. Cart. Ecolog.*, XXVIII, 85-97

GENSAC (P.) et TROTEREAU (A.), 1983. — Flore et végétation du vallon de l'Iseran et du Val Pratond. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, 129-149

LABORATOIRE DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALE DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE, 1978. — *Carte de la végétation de la France* au 200 000e. 54-Grenoble CNRS, Toulouse

MARTINOT (J. P.) et RIVET (A.), 1985. — *Typologie écologique de lacs des haute altitude du Parc National de la Vanoise en vue de leur gestion*. Parc National de la Vanoise. Ministère de l'environnement. 63 p.

PELLET (G.), DURAND (D.), PASQUET (O.) et LAURENT (A.M.), 1986. — Étude de l'environnement naturel de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, XV, 271-304.

VERTES (F.), 1982. — Étude phytosociologique et agronomique des prairies et alpages en Moyenne Tarentaise (Savoie). *Coll. Écologie et Biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude*. Cahiers, 1984, 137-146.

VERTES (F.), 1983. — *Contribution à l'étude phytosociologique et écologique des potentialités des alpages de Moyenne Tarentaise*. Application à l'évaluation des potentialités fourragères de la vallée de Peisey-Nancroix. Thèse Docteur-Ingénieur, INA-PG, 167 p.

VERTES (F.), 1986. — Typologie floristique, écologie et agronomie des prairies et alpages en Moyenne Tarentaise (vallée de Peisey-Nancroix, Savoie). *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XV, 201-227.

Bull. Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 475-493

INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LES POPULATIONS DE LÉPIDOPTÈRES FOREURS DU MAÏS ET DU SORGHO ET SUR CERTAINS DIPTÈRES DU SORGHO DANS DIVERSES RÉGIONS DU BÉNIN*

par Pierre ATACHI

Laboratoire de Défense des Cultures B.P. 128 - PORTO-NOVO — République Populaire du Bénin
Adresse actuelle : Université Nationale du Benin, Faculté des Sciences Agronomiques
B.P. 526 COTONOU — Republique Populaire du Bénin

MOTS-CLÉS : Lépidoptères foreurs - Diptères - Maïs - Sorgho - Bénin - Facteurs climatiques.

KEY-WORDS : Borers Lépidoptera - Diptera - Maize - Sorghum - Benin - Climatic factors

RÉSUMÉ
(Travail original)

Des échantillonnages successifs, effectués dans le Sud, le Centre et le Nord du Bénin ont permis de dresser suivant les diverses saisons climatiques un bilan qualitatif et quantitatif des Lépidoptères foreurs nuisibles au maïs et au sorgho ainsi que des Diptères inféodés au sorgho dans le pays

Trois familles de foreurs ont été inventoriées chez le maïs alors que deux familles dont l'une de Lépidoptères et l'autre de Diptères ont été échantillonnées chez le sorgho. Au total 10 espèces de foreurs ont été recensées chez le maïs et 4 espèces chez le sorgho.

L'importance relative de ces différents insectes aussi bien chez les foreurs que chez les Diptères varie en fonction des régions et des saisons. De même, les périodes d'apparition respectives de ces insectes dans le végétal varient énormément.

Beaucoup de plantes-hôtes Monocotylédones et Dicotylédones servent de réservoir aux foreurs et aux Diptères pendant les saisons sèches, et permettent ainsi leur migration sur les cultures de maïs et de sorgho en période de culture. Les Graminées semblent jouer un rôle très important dans ce processus de transition.

Divers facteurs climatiques influent sur les variations numériques des foreurs et des Diptères. Au compte de ces facteurs, citons notamment : pluviométrie, température, humidité relative, sécheresse

SUMMARY
(Original scientific paper)

Influence of climatical factors on borers Lepidoptera and Diptera on maize and sorghum in Benin (West Africa)

Successive samples, realised in the South, Centre and North of Benin have permitted to draw up, according to climatic seasons, a quantitative and qualitative importance of borers Lepidoptera harmful to maize and sorghum, as also of Diptera on sorghum

Three families of borers have been taken stock on maize when one family of Lepidoptera and one family of Diptera have been recorded on sorghum. All things considered, ten species of borers have been mentioned on maize and four species on sorghum.

The relative abundance of those different insects (borers and Diptera) varies following the regions and the seasons. In the same way, the respective periods of apparition of those insects on the plant vary enormously.

A lot of Monocotyledons and Dicotyledons host-plants are used as refuge by borers and Diptera during the dry seasons, and therefore permit their migration on maize and sorghum crops during the rainy seasons. The grasses seem to take an important part in this process of transition

Different climatic factors, mainly rainfall, temperature, relative humidity and drought have an effect on numerical variations of borers and Diptera

Les larves de Lépidoptères appelées communément «borers» sont les ennemis les plus importants des cultures céréalières en Afrique de l'Ouest. Selon BRENIÈRE (1971), les Lépidoptères foreurs de tiges et d'épis sont les parasites les plus constants, les plus largement répandus et les plus insidieux de la culture du maïs.

En République Populaire du Bénin, les dégâts occasionnés aux céréales par les Lépidoptères foreurs sont considérables.

Étant donné que le maïs et le sorgho occupent dans ce pays la place la plus importante parmi les Graminées cultivées, nous avons pensé qu'une attention particulière mérite d'être portée à l'étude de l'influence des facteurs climatiques sur les fluctuations des populations des principaux foreurs inféodés à ces cultures afin d'être mieux armé pour la mise au point d'une stratégie de lutte contre ces ravageurs. Pour réaliser ce programme, nous avons suivi l'évolution des populations de ces insectes durant six années de 1977 à 1982, dans les diverses régions du Bénin.

* Reçu le 30 avril 1986, accepté le 4 mai 1987

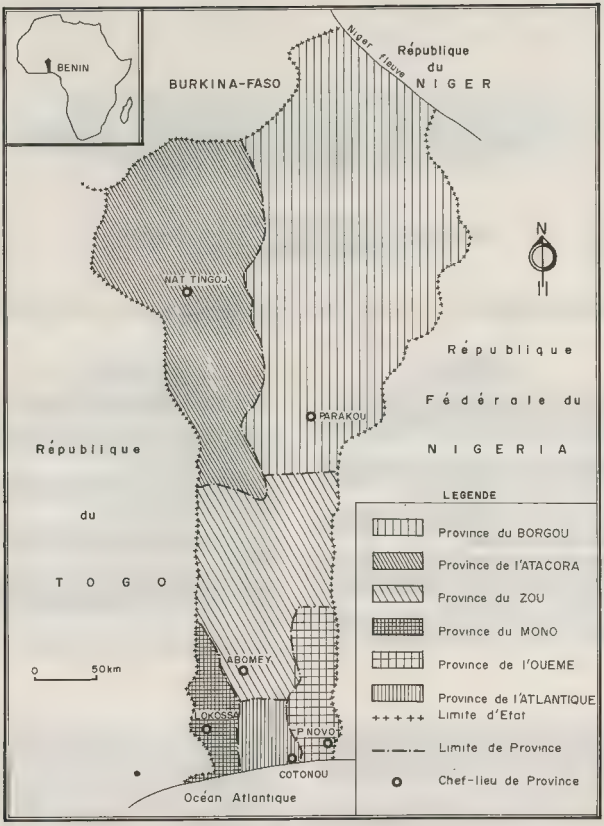


FIG. 1. — Carte du Bénin - Régions où les divers prélèvements ont lieu.

I — CARACTÉRISTIQUES CLIMATIQUES DES RÉGIONS ÉTUDIÉES

Nos investigations ont été menées dans trois provinces du pays : Ouémé, Zou et Borgou ou les régions de Porto-Novo, de Bohicon et de Parakou ont été respectivement explorées (Fig. 1). Les tableaux I et II fournissent les principales caractéristiques climatiques de chaque secteur d'étude. Les variations annuelles des températures maxima et minima absolues, de la durée moyenne des heures d'insolation dans le Sud, le Centre et le Nord du pays durant toute la période de nos observations ont été retracées dans la figure 2. Les figures 5, 6 et 7 représentent les variations d'abondance des populations de ravageurs étudiés, en fonction des variations de la température, de l'humidité relative et de la pluviosité dans les milieux où nos échantillonnages ont été effectués.

II — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Suivant un protocole expérimental rigoureux : dispositif en blocs randominés avec 5 répétitions, nous avons procédé à l'échantillonnage à partir de 30 plants prélevés régulièrement au hasard dans chaque parcelle. La méthodologie utilisée pour l'obtention des plants-échantillons a été le procédé des diagonales et des médianes, ce qui permet de prélever régulièrement, à partir d'un certain nombre de pas préalablement étalonnés, les divers plants à observer.

Les résultats analysés dans la présente étude proviennent de 19 essais entomologiques dont 16 sur le maïs et 3 sur le sorgho et répartis dans le Sud, le Centre et le Nord du pays de la façon suivante :

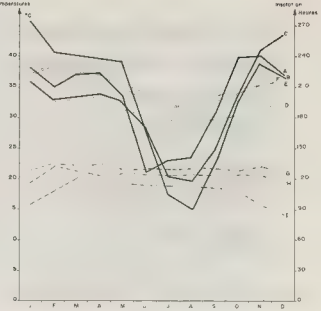


FIG. 2 — Évolution annuelle des températures maxima absolues, des températures minima absolues et de la durée moyenne des heures d'isolation pendant la période des observations dans le Sud, le Centre et le Nord Bénin (Moyennes mensuelles de 1977 à 1982).

A = Heures d'insolation dans le Sud ; B = Heures d'insolation dans le Centre ; C = Heures d'insolation dans le Nord, D = Températures maxima absolues dans le Sud ; E = Températures maxima absolues dans le Centre ; F = Températures maxima absolues dans le Nord, G = Températures minima absolues dans le Sud ; H = Températures minima absolues dans le Centre ; I = Températures minima absolues dans le Nord. (Courbe des températures maxima en pointillé ; celle des températures minima en traits discontinus et celle de l'insolation en trait continu).

	1ère Saison du Sud	2ème Saison du Sud	1ère Saison du Centre	2ème Saison du Centre	Saison du Nord
1977	—	+	—	+	+
1978	+	—	—	+	*
1979	+	—	+	+	+
1980	—	+	—	++	+
1981	—	—	—	*	+
1982	—	—	+	+	*

— = pas d'essai ; + = un essai sur maïs, ++ = deux essais sur maïs ; * = un essai sur sorgho

Pour la répartition ci-dessus, le mot saison désigne la saison agricole, c'est-à-dire la saison des pluies.

Dans les 19 essais présentés, les objets à analyser sont des parcelles traitées aux insecticides et des parcelles témoins c'est-à-dire n'ayant reçu aucune application d'insecticide.

Mais nous n'avons présenté dans ce travail que les résultats issus uniquement des parcelles témoins, sur lesquelles les fluctuations des populations des insectes étudiés ont été donc

TABLEAU I

Valeurs de quelques paramètres climatiques pour les années de prélèvement dans les différentes régions du Bénin

SUD (Régions de PORTO-NOVO) *

Facteurs Climatiques \ Années		1977	1978	1979	1980
Précipitations en mm		786	1438	1396	1128
Température en ° C	Val moy des maxima	30,2	29,8	30,0	29,9
	Moyenne	27,5	27,0	27,4	27,3
	Val. moy. des minima	24,7	24,3	24,8	24,6
Hygrométrie en %	Val. moy. des maxima	92,6	93,4	93,7	93,9
	Moyenne	80,7	81,7	82,7	82,1
	Val. moy. des minima	68,8	70,0	71,7	70,3
Valeurs de l'indice de De Martonne $= \frac{Pmm}{T°C + 10}$		21,0	38,9	37,3	30,2

CENTRE (Régions de BOHICON) * *

Facteurs Climatiques \ Années		1977	1978	979	1980	198	1982
Précipitations en mm		552	1267	1448	308	993	766
Température en ° C	Val. moy. des maxima	33,2	32,7	32,8	32,4	32,8	32,5
	Moyenne	27,8	27,6	28,0	27,8	28,0	27,7
	Val. moy. des minima	22,4	22,4	23,2	23,1	23,2	22,9
Hygrométrie en %	Val. moy des maxima	92,2	94,	94,7	94,8	96,8	95,9
	Moyenne	69,8	73,3	73,3	74,4	75,1	74,8
	Val. moy. des minima	47,3	52,5	51,8	53,9	53,4	53,6
Valeurs de l'indice de De Martonne $= \frac{Pmm}{T°C + 10}$		14,6	33,7	38,1	34,6	26,1	20,3

NORD (Régions de PARAKOU) * * *

Facteurs Climatiques \ Années		1977	1978	1979	1980	1981	1982
Précipitations en mm		979	1359	1251	1126	1060	1004
Tempéra - ture en ° C	Val moy. des maxima	32,6	32,1	33,0	33,1	33,6	32,9
	Moyenne	26,5	26,0	26,9	26,9	27,4	27,1
	Val. moy. des minima	20,3	19,9	20,8	20,6	21,1	21,2
Hygrométrie en %	Valeurs moy. des maxima	84,9	87,5	85,0	85,6	81,3	83,2
	Moyenne	61,6	67,0	63,1	65,0	62,0	64,7
	Val. moy des minima	41,2	46,4	41,2	44,4	42,6	46,2
Valeurs de l'indice de De Martonne $= \frac{Pmm}{T°C + 10}$		26,8	37,8	33,9	30,5	28,3	27,1

* Zone expérimentale Méridionale
** Zones expérimentales . Mokoloutou, Avokanzou, Covè
*** Zones expérimentales : Ganou, Ina

dues aux seuls effets des facteurs climatiques régnant dans les différents milieux étudiés

Nous avons désigné par Carte Parasitaire (C.P.) dans nos essais, la situation parasitaire globale évaluée dans chaque milieu et définie par l'expression de la valeur numérique moyenne de l'ensemble des foreurs inventoriés objet par objet pour chaque essai. Il y a eu donc autant de Cartes Parasitaires que d'essais effectués. Mais nous n'avons numéroté les Cartes Parasitaires que dans les essais qui concernent le maïs. Il y a eu donc 16 Cartes Parasitaires au total. Nos essais ont été effectués soit sur des parcelles de 100 m² (10 m × 10 m), soit sur des parcelles de 64 m² (8 m × 8 m). Les plants sont espacés de 0 m 40 en tous sens. Ces variations des dimensions parcellaires sont fonction de la disponibilité de terrain dans une zone expérimentale donnée. L'échantillonnage démarre dès la troisième semaine après le semis et se poursuit régulièrement dans le temps jusqu'à la récolte. Entre deux dates successives d'échantillonnage, il s'écoule généralement une période de douze jours. Les foreurs sont comptabilisés tous stades confondus (larves et chrysalides) à partir des échantillons de tiges et d'épis. Dans le cas du sorgho, le nombre de foreurs est additionné avec le nombre de larves et de pupes de Diptères *Atherigona spp.*

La variété de maïs NH1 à cycle végétatif allant de 100 à 110 jours a été utilisée pour nos essais. La variété de sorgho testée dans le Nord est celle à grains rouges et à cycle végétatif voisin de 150 jours. Le sorgho utilisé dans le Centre est la variété à grains blancs dont le cycle végétatif est de 120 jours environ.

III — RÉSULTATS

A — *ABONDANCE RELATIVE DES DIVERS GROUPES SYSTÉMATIQUES REPRÉSENTÉS DANS LES ÉCHANTILLONS PAR RÉGIONS ET PAR SAISONS*

L'abondance relative exprimée en pourcentage des divers foreurs et Diptères échantillonnés se présente d'une part au niveau des familles d'insectes comme l'indique le tableau III, et d'autre part au niveau des genres et des espèces comme le montre la figure 3. Ces divers pourcentages ont été obtenus à partir de la moyenne établie pour les différents essais relevant des régions et saisons différentes, au cours de la période de nos observations.

B — *ÉVOLUTION DES POPULATIONS DES FOREURS DANS LE VÉGÉTAL ET LEUR DISTRIBUTION CHRONOLOGIQUE DANS LES ORGANES VÉGÉTATIFS DU MAÏS EN FONCTION DE LA PHÉNOLOGIE DE LA PLANTE — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ATTAQUES*

Sur la figure 4, nous avons situé les différentes périodes d'apparition des principaux foreurs et de certains insectes endophytes et ectophytes associés, par rapport aux quatre phases phénologiques du maïs. Les diverses périodes phénologiques ont été définies par POLLET *et al.* (1978) qui distinguent les quatre stades suivants :

— Stade Rosette : du semis jusqu'à la période où la tige mâle est sur le point d'être différenciée : 20 à 30 jours après le semis.

— Stade Montaison : différenciation de la tige mâle et

TABLEAU III

Représentativité relative des foreurs et des Diptères au niveau des familles dans les divers échantillons observés

Première saison du Sud (Maïs)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae
35 %	40 %	25 %

Deuxième saison du Sud (Maïs)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae
39 %	42 %	19%

Première saison du Centre (Maïs)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae
26%	38 %	36%

Deuxième saison du Centre (Maïs)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae
41 %	37%	22 %

Saison du Nord (Maïs)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae
53%	25 %	22%

Deuxième saison du Centre (Sorgho)

Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae	Anthomyidae
29%	38 %	Non échantillonnés	33 %

Saison du Nord (Sorgho)

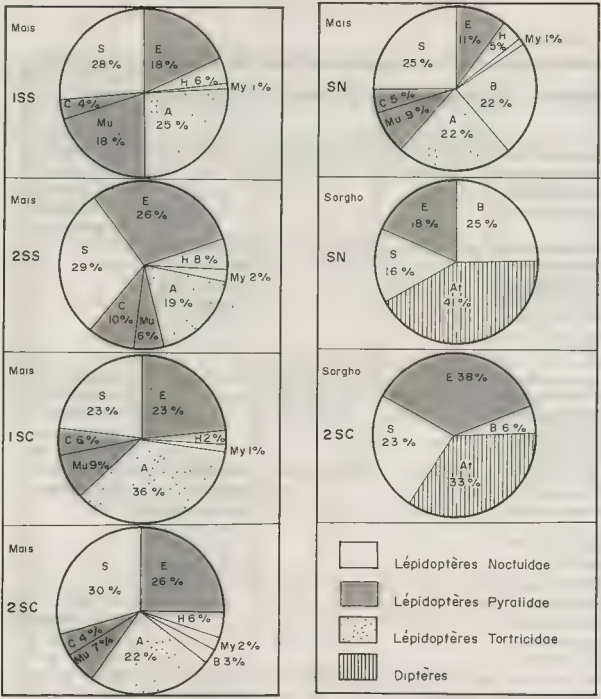
Noctuidae	Pyralidae	Tortricidae	Anthomyidae
41 %	18 %	Non échantillonnés	41%

TABLEAU II

Principales caractéristiques écologiques des différents lieux d'échantillonnage

REGIONS	TEMPERATURE	HYGROMETRIE	PLUVIOMETRIE	INSOLATION
SUD Région de Porto-Novo (Située au Sud Est du pays)	Moyennes les plus élevées: 31°C en Mars Moyennes les plus basses. 24°C en Juillet - Août Maxima absolues les plus élevées : 33°C en Mars Minima absolues les plus basses : 21°C en Décembre - Janvier	Moyennes les plus élevées : 84% en Juin - Juillet Moyennes les plus basses : 77% en Mars	Moyenne annuelle de 1977 à 1980 : 1187 mm Pic des précipitations mensuelles dans l'année : en Juin	Moyenne mensuelle la plus élevée de 1977 à 1982 : 240 heures en Novembre Moyenne mensuelle la plus basse de 1977 à 1982 : 127 heures en Juin
CENTRE Région de Bohicon (Située vers le Centre à 120 km de l'Océan Atlantique)	Moyennes les plus élevées : 34°C en Mars Moyennes les plus basses : 22°C en Juillet - Août Maxima absolues les plus élevées : 38°C en Février - Mars Minima absolues les plus basses 19,5°C en Décembre - Janvier	Moyennes les plus élevées : 81% en Juin - Juillet Moyennes les plus basses 65% en Février - Mars	Moyenne annuelle de 1977 à 1982 1056 mm Pic des précipitations mensuelles dans l'année : en Mai - Juin	Moyenne mensuelle la plus élevée de 1977 à 1982 : 232 heures en Novembre Moyenne mensuelle la plus basse de 1977 à 1982 : 90 heures en Août
NORD Région de Parakou (Située entre le Nord-Est et le Centre-Est du pays)	Moyennes les plus élevées : 34°C en Mars Moyennes les plus basses : 19°C en Août Maxima absolues les plus élevées : 39°C en Mars Minima absolues les plus basses : 14,5° C en Décembre	Moyennes les plus élevées . 81,5% en Juillet - Août Moyennes les plus basses : 38% en Janvier	Moyenne annuelle de 1977 à 1982 : 1130mm Pic des précipitations mensuelles dans l'année : en Août - Septembre	Moyenne mensuelle la plus élevée de 1977 à 1982 : 273 heures en Janvier Moyenne mensuelle la plus basse de 1977 à 1982 : 119 heures en Août

SAISONS	LONGITUDE	LATITUDE	ALTITUDE	PROVINCE CONCERNEE ET SITUATIONS PARTICULIERES
Quatre saisons bien définies chaque année Grande saison pluvieuse de mi-Mars à mi-Juillet Petite saison pluvieuse de mi-Septembre à fin Octobre Grande saison sèche de début Novembre à mi-Mars Petite saison sèche de mi-Juillet à mi-Septembre	2°37'E	6°29'N	20 mètres au-dessus du niveau de la mer	Chef-lieu de la Province de l'Ouémé dont la superficie est de 4700 km², le harmattan souffle en Décembre et Janvier
Quatre saisons bien définies chaque année Grande saison pluvieuse de mi-Mars à mi-Juillet Petite saison pluvieuse mi-Septembre à fin Octobre Grande saison sèche de début Novembre à mi-Mars Petite saison sèche de mi-Juillet à mi-Septembre	2°04'E	7°10'N	166 mètres au-dessus du niveau de la mer	Située à 9km d'Abomey, Chef-lieu de la Province du Zou dont la superficie est de 18.700 km², le harmattan souffle en Décembre et Janvier
Seulement deux saisons dans l'année Saison pluvieuse d'Avril à Octobre Saison sèche de Novembre à Mars	2°37'E	9°21'N	392 mètres au-dessus du niveau de la mer.	Chef-lieu de la Province du Borgou dont la superficie est de 51.453 km², le harmattan souffle en Novembre, Décembre et Janvier



1SS	1ère saison du Sud		B	:	Busseola fusca
2SS	2e saison du Sud		C	:	Chilo orichalcociliella *
1SC	1ère saison du Centre		E	:	Eldana saccharina
2SC	2e saison du Centre		H		Heliothis armigera
SN	Saison du Nord		Mu	:	Mussidia nigrivenella
A	: Argyroploce leucotreta		My	:	Mythimna loreyi
At	Atherigona spp.		S	:	Sesamia nonagrioides *

FIG. 3. — Importance relative (exprimée en %) de divers foreurs de tiges et d'épis de maïs et de sorgho ainsi que des Diptères associés (cas de sorgho) dans les divers prélèvements effectués de 1977 à 1982.

* Nous avons signalé les espèces dominantes compte tenu de l'ensemble des échantillonnages (tous lieux d'observations confondus).

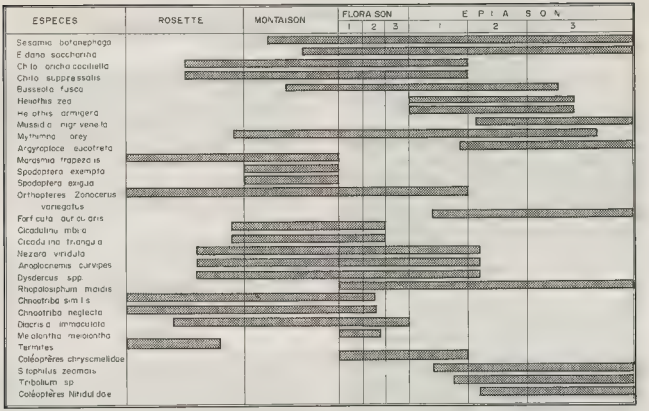


FIG. 4. — Périodes d'apparition respectives des principaux foreurs et de certains insectes endophytes et ectophytes associés, situées par rapport aux quatre phases phénologiques du maïs.

(D'après notre étude au Bénin et la synthèse des résultats obtenus dans d'autres pays).

étalement des feuilles : 10 à 25 jours après le stade Rosette.

— Stade Floraison : différenciation des inflorescences mâles puis femelles : 10 à 15 jours après la Montaison.

— Stade Epiaison : différenciation des épis, évolution du grain : 30 à 40 jours après le stade Floraison.

Les foreurs que nous avons pris en compte pour nos échantillonnages sont les suivants :

a) Chez le maïs

1 — *Sesamia nonagrioides botanephaga* TAMS et BOWDEN (Noctuidae = Phalaenidae = Agrotidae)

2 — *Sesamia calamistis* HAMPSON (Noctuidae)

3 — *Busseola fusca* (FULLER) (Noctuidae)

4 — *Heliothis armigera* HUEBNER (Noctuidae)

5 — *Mythimna loreyi* (DUPONCHEL) (Noctuidae)

6 — *Eldana saccharina* WALKER (Pyralidae)

7 — *Chilo orichalcociliella* (STRAND) (Pyralidae)

8 — *Chilo partellus* (SWINHOE) (Pyralidae)

9 — *Mussidia nigrivenella* RAGONOT (Pyralidae, Phycitidae, Gallerinae)

10 — *Argyroploce* (= *Cryptophlebia*) *leucotreta* MEYRICK (Tortricidae, Eucosmidae, Oleithreutidae).

b) Chez le sorgho

1 — *S. nonagrioides botanephaga* TAMS et BOWDEN

2 — *Sesamia calamistis* HAMPSON

3 — *Busseola fusca* (FULLER)

4 — *Eldana saccharina* WALKER

5 — *Atherigona spp.* (Diptères, Anthomyiidae, Muscidae).

En règle générale, *S. nonagrioides botanephaga* attaque très tôt les tiges. Dans certains cas, les jeunes plantules peuvent être très dangereusement atteintes, ce qui produit dans ces conditions de nombreux vides dans les lignes de semis. Le tallage étant inconnu chez le maïs, un plant perdu est irrévocablement un épi perdu. *E. saccharina* et *B. fusca* attaquent les plants un peu plus tardivement que *S. nonagrioides*. Les foreurs une fois installés, poursuivent leur développement dans la tige en se nourrissant aux dépens de celle-ci. *S. nonagrioides* s'installe très tôt et continue progressivement ses attaques dans les tiges jusque dans les épis, alors que le foreur *E. saccharina* (très dangereux pour la canne à sucre) apparaît un peu plus tardivement dans le végétal, mais demeure incontestablement le plus redoutable ennemi des tiges. Dès son apparition dans la colonie, on remarque toujours que les dégâts prennent une allure toute particulière et que le végétal devient systématiquement taraudé. *B. fusca*, très dangereux pour le sorgho, reste aussi le foreur le plus redoutable du maïs dans le Nord du Bénin.

TABLEAU IV

Quelques formations végétales adventices dominantes et courantes observées dans les régions étudiées et servant probablement de réservoir aux foreurs

ESPECES VEGETALES	REGIONS		
	Sud	Centre	Nord
Bambusa vulgaris (Glumales , Graminées)	–	+	–
Panicum sp. (Glumales , Graminées)	+	+	+
Rottboellia sp. (Glumales , Graminées)	+	+	+
Andropogon sp. (Glumales , Graminées	–	+	+
Imperata cylindrica (Glumales , Graminées)	–	+	–
Digitaria sp. (Glumales , Graminées)	+	–	–
Paspalum paniculatum (Glumales , Graminées)	–	–	+
Echinochloa sp. (Glumales , Graminées)	–	–	+
Cynodon sp. (Glumales , Graminées)	+	+	–
Setaria sp. (Glumales , Graminées)	–	+	+
Dactyloctenium sp. (Glumales , Graminées)	+	–	+
Cyperus sp (Glumales , Cypéracées)	+	+	–
Centrosema pubescens (Rosales , Papilionacées)	+	+	–
Crotalaria retusa (Rosales , Papilionacées)	–	+	–
Schrenkia leptocarpa (Rosales , Mimosacées)	–	–	+
Cassia occidentalis (Rosales , Cesalpiniacées)	–	+	+
Annona senegalensis (Ranales , Annonacées)	+	–	–
Celosia argentea (Chenopodiales , Amaranthacées)	–	+	–
Boerhaavia erecta (Chenopodiales , Amaranthacées)	+	+	+
Lantana camara (Tubiflorales , Verbenacées)	+	–	–
Striga hermontica (Tubiflorales , Scrophulariacées)	–	–	+
Tridax procumbens (Astérales , Composées)	+	–	–
Emilia sonchifolia (Astérales , Composées)	–	+	–
Commelina elegans (Farinales , Commelinacées)	+	–	+
Colocasia bicolor (Spadiciflores , Aracées)	+	+	–
Acalypha acalopecurus (Euphorbiales , Euphorbiacées)	–	+	–

\+ Indique la présence de l'adventice dans la région considérée
– Indique l'absence de l'adventice dans la région considérée

Les divers foreurs ne se distribuent pas dans la plante de manière identique. *A. leucotreta* par exemple s'installe généralement tôt dans les épis, mais n'apparaît que rarement sur les tiges. *C. orichalcociliella*, et *C. partellus* présentent généralement chez le maïs un cycle biologique dont le développement post-embryonnaire s'achève au niveau des jeunes épis. *M. nigrivenella* a des moeurs quelque peu semblables à celles d'*A. leucotreta* mais reste toutefois un foreur particulièrement dangereux pour les épis au Bénin. Son développement se poursuit longtemps après la récolte dans les épis stockés *H. armigera* attaque plus tôt les épis que *M. nigrivenella* et même *A. leucotreta* mais demeure moins dangereux que ces deux dernières espèces et finit d'ailleurs son développement plus tôt dans les épis. *M. loreyi* attaque le végétal depuis le stade Montaison jusqu'au milieu de l'Epiaison, mais reste quand même un foreur relativement peu dangereux au Bénin.

Atherigona soccata est très dangereux pour le sorgho en provoquant surtout la mort des jeunes plants. Plusieurs espèces du même genre ont été signalées sur le sorgho par PRADHAN *et al.* (1971). Il s'agit de: *A. bituberculata* MALLOCH, *A. nudiseta* MALLOCH, *A. miliaceae* MALLOCH, *A. varia soccata* RONDANI.

Le tableau IV fournit quelques renseignements sur les végétaux adventices, observés couramment dans les milieux où nos investigations ont été effectuées.

Les Monocotylédones (Graminées et Cypéracées) dominent souvent les Dicotylédones dans les milieux étudiés.

C — *LES PLANTES-HÔTES DES FOREURS AU COURS DES SAISONS SÈCHES*

Dans le tableau V, nous donnons la liste de quelques Graminées cultivées au Bénin (maïs, riz, sorgho, mil, canne à sucre) ainsi que celle des Graminées sauvages (*Rottboellia sp., Panicum sp., Andropogon sp , Setaria sp.*) dans lesquelles nos investigations ont permis de révéler la présence des foreurs tels : *S. nonagrioides, E. saccharina, B. fusca, H. armigera, M. loreyi, C. orichalcociliella, M. nigrivenella* et *A. leucotreta*.

D — *ÉVOLUTION CHRONOLOGIQUE DES POPULATIONS DES FOREURS ET DES DIPTÈRES EN FONCTION DES RÉGIONS ET DES SAISONS*

Les graphiques des variations d'abondance des populations des foreurs et des Diptères (cas de sorgho), ont été établis à partir des résultats obtenus pendant les différentes années d'observations et pour les diverses régions et saisons étudiées. Ces graphiques, présentés en figures 5, 6, 7 et 8, apportent les renseignements suivants :

ANNÉE 1977

Montée graduelle des populations des foreurs en deuxième saison du Centre, en deuxième saison du Sud et en saison du Nord. Pour ces trois évaluations parasitaires de la même année, celle de la deuxième saison du Centre a été nettement située au-dessus des deux autres alors que le niveau parasitaire en deuxième saison du Sud est placé entre celui de la saison du Centre et celui de la saison du Nord pendant les quatre premières observations pour enfin descendre sous le niveau parasitaire de la saison du Nord entre les 5e et 6e observations, c'est-à-dire vers la période de la récolte. Le début d'attaque des cultures par les foreurs est situé à un niveau relativement plus élevé en deuxième saison du Centre qu'en deuxième saison du Sud ainsi qu'en saison du Nord. De même, la culture de la deuxième saison du Sud est attaquée en début de végétation à un niveau parasitaire plus élevé qu'en saison du Nord.

ANNÉE 1978

Gradation progressive du niveau parasitaire en deuxième saison du Centre. Gradation très peu prononcée du parasitisme en première saison du Sud qui se situe à un niveau très nettement en dessous du niveau parasitaire de la deuxième saison du Centre. Au cours de cette même année, nous avons étudié les variations d'abondance des populations de foreurs et d'*Atherigona spp.* sur une variété de sorgho rouge à cycle long. Nous avons alors noté une gradation initiale assez discrète d'un parasitisme dont le niveau est néanmoins situé au-dessus de celui de la première saison du Sud chez le maïs cultivé dans la même région. Vers la fin de la saison, nous avons remarqué une rapide gradation des populations dont le niveau a légèrement fléchi en fin de saison chez le sorgho.

ANNÉE 1979

Gradation harmonieuse du niveau parasitaire en première et deuxième saisons du Centre. Variations assez peu prononcées du niveau parasitaire en première saison du Sud ainsi qu'en saison du Nord avec des pics d'abondance situés au moment de la récolte. Pour toutes ces fluctuations de populations, la deuxième saison du Centre a accusé un niveau parasitaire plus important que celui de la première saison de la même région, dont le niveau parasitaire, du reste, se situe au-dessus de celui de la saison du Nord qui à son tour est placé en grande partie des observations, au-dessus du niveau parasitaire de la première saison du Sud. Le début d'attaque des cultures en première et deuxième saisons du Centre est situé presque au même niveau, lequel est nettement plus élevé qu'en première saison du Sud. En saison du Nord de cette année, les cultures sont attaquées au début de la saison à un niveau parasitaire situé entre le niveau d'attaque parasitaire en deuxième saison du Centre et en première saison du Sud.

TABLEAU V

Répartition et importance relative de quelques Lépidoptères foreurs de Céréales dans les divers agro-systèmes où existent des Graminées sauvages ou cultivées qu'ils parasitent comme hôtes transitoires ou définitifs

ESPÈCES DE Lépidoptères	Maïs	Riz	Sorgho	Mil	Canne à Sucre	Rottboellia	Panicum	Andropogon	Setaria
NOCTUIDAE									
Sesamia nonagrioides	+ + +	+ +	+	+	+	+	+	+	+
Sesamia calamistis	+ + +	+ +	+	+	+	+	+	+	+
Busseola fusca	+ +	+	+ + +	+	+	+ +	+	+	+
Heliothis armigera	+ +	+	+ + +	+	+	+	+	+	+
Mythimna loreyi	+	+ + +	+ +	+	+	+	+	+	+
PYRALIDAE									
Chilo orichalcociliella	+	+ + +	+	+	+	+	+	+	+
Mussidia nigrivenella	+ +	+	+	+	+	+	+	+	+
Eldana saccharina	+ +	+	+ +	+	+ + +	+	+	+	+
TORTRICIDAE									
Argyroploce leucotreta	+ +	+	+	+	+	+	+	+	+

+ + + = Très souvent infesté , + + = Souvent infesté , + = Rarement infesté

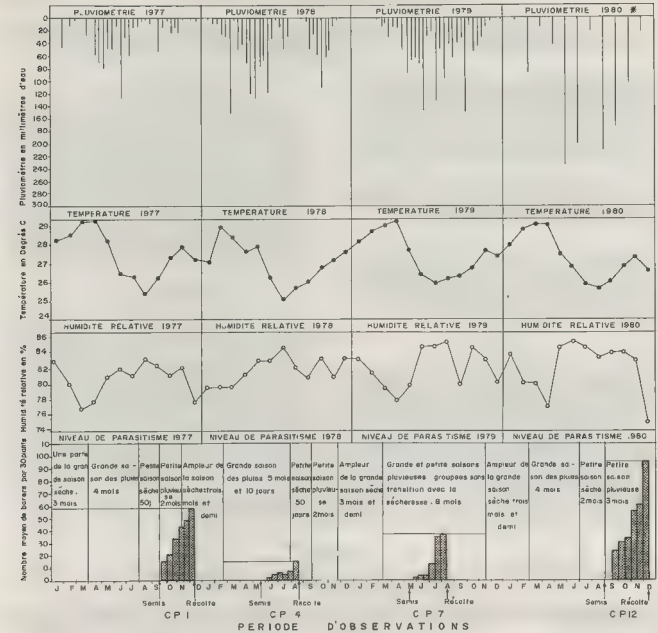


FIG 5 — Diagramme ombrothermique et hygrométrique et les fluctuations des populations des foreurs de tiges et d'épis de maïs dans le Sud Bénin, pour la période des observations.

* Faute de données décadaires, les relevés pluviométriques mensuels ont été représentés.

ANNÉE 1980

Dans deux zones d'essai situées au Centre et éloignées de 10 km environ l'une de l'autre, nous avons procédé à l'échantillonnage des foreurs. Les deux niveaux parasitaires sont caractérisés par une discrète gradation des populations au cours des quatre premières dates d'échantillonnage pour ensuite monter rapidement jusqu'à la date de la récolte où le pic d'abondance a été atteint. Le niveau de gradation parasitaire des populations de foreurs pendant la deuxième saison du Sud a été en grande partie situé au-dessous du niveau parasitaire observé en deuxième saison du Centre sauf à la date du 4e échantillonnage où l'inverse a été produit, puis au moment de la récolte où les pics d'abondance ont été presque confondus. Quant à la saison du Nord dont le niveau parasitaire a été également étudié pendant cette année-là, presque toutes les dates d'échantillonnage ont montré un niveau parasitaire situé en-dessous de celui des trois cas précédents. Le début d'attaque des cultures en deuxième saison du Centre est situé presque au même niveau que celui du Sud de la même saison ; ce niveau est nettement supérieur à celui du parasitisme en saison du Nord.

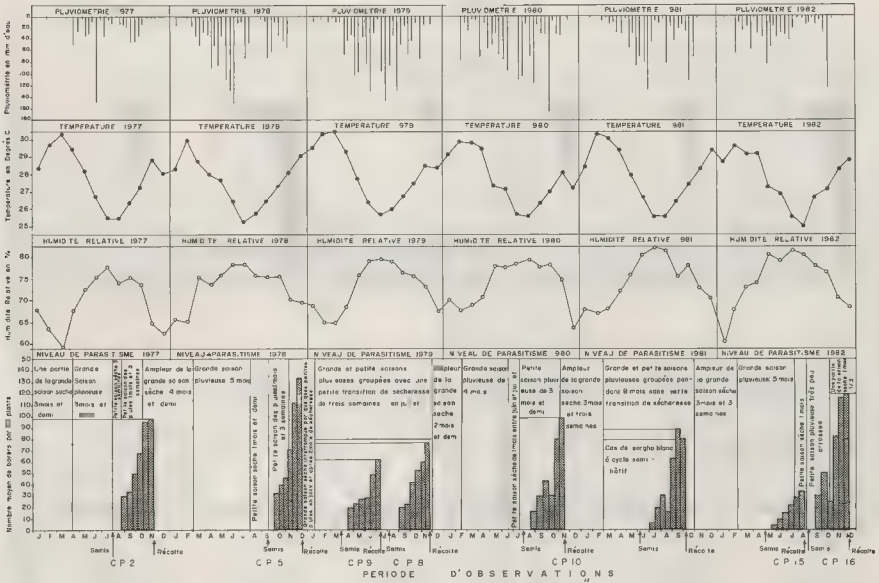


FIG. 6. Diagramme ombrothermique et hygrométrique et les fluctuations des populations des foreurs de tiges et d'épis de maïs et de sorgho ainsi que des Diptères associés (cas de sorgho) dans le Centre Bénin pour la période des observations.

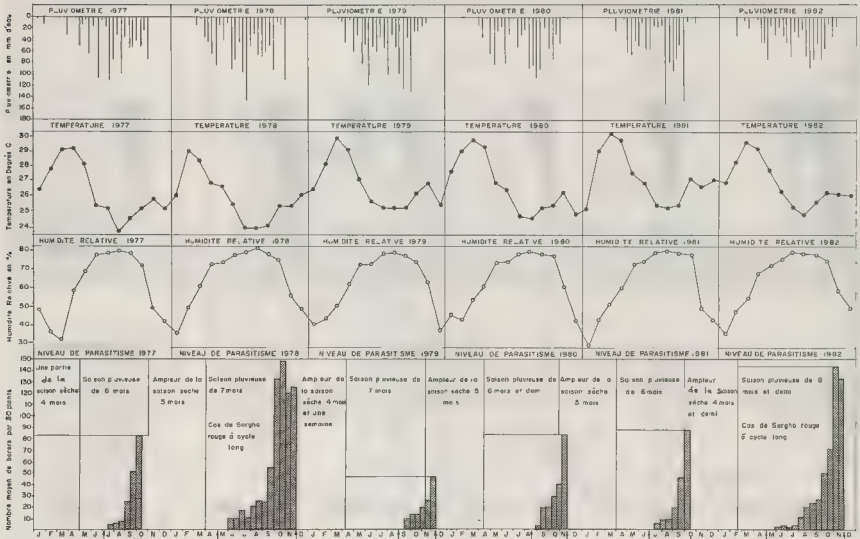


FIG 7. — Diagramme ombrothermique et hygrométrique et les fluctuations des populations des foreurs de tiges et d'épis de maïs et de sorgho ainsi que des Diptères associés (cas de sorgho) dans le Nord Bénin pour la période des observations.

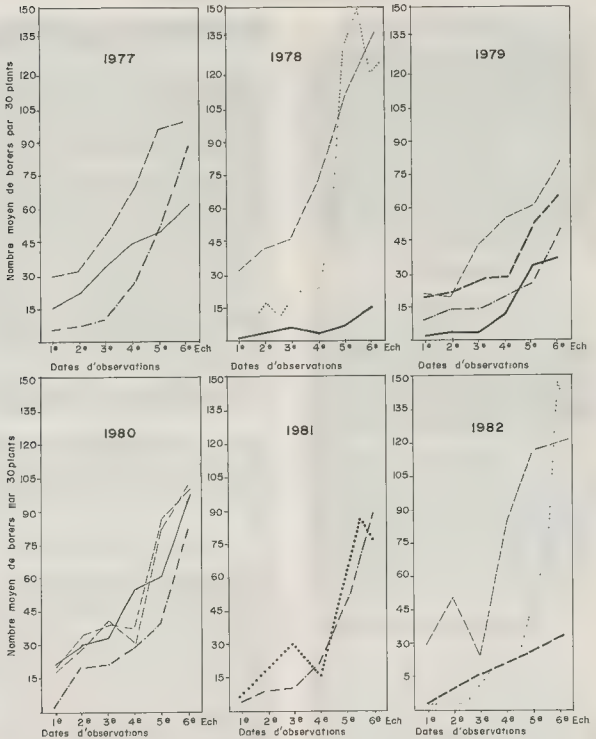


FIG 8. — Variations chronologiques des populations moyennes de l'ensemble des foreurs de tiges et d'épis de maïs et de sorgho ainsi que des Diptères associés (cas de sorgho) en fonction des régions et des saisons.

ANNÉE 1981

Un cas de variations d'abondance des populations de foreurs a été étudié dans le Nord. L'allure de la gradation, très peu accentuée au début de l'échantillonnage, aura connu une remontée spectaculaire pour atteindre un pic d'abondance assez élevé situé au moment de la récolte. Dans la même année, mais en deuxième saison du Centre, nous avons étudié le cas de parasitisme sur une variété de sorgho blanc à cycle semi-hâtif. Les variations d'abondance des populations de foreurs et de Diptères (*Atherigona spp.*) observées sur cette culture, légèrement progressives au cours des trois premières observations, ont connu un déclin situé entre les 3e et 4e dates d'échantillonnage, sans doute à cause des pluies torrentielles survenues dans cette période. Ensuite, il y aura une remontée en flèche des populations jusqu'à la 6e observation pour enfin décroître légèrement vers la fin de la saison. Au Nord, nous avons enregistré un début d'attaque des cultures par les foreurs à un niveau relativement bas.

ANNÉE 1982

Une étude sur l'évolution chronologique des populations de foreurs a été effectuée en deuxième saison du Centre. Entre les deux premiers échantillonnages, on note une légère gradation du niveau des populations. Ce niveau va décroître rapidement entre les 2e et 3e dates d'observation pour accuser ensuite une rapide gradation entre les 3e et 6e dates d'échantillonnage avec un pic d'abondance situé à la date de la récolte. Pendant cette même année, nous avons suivi l'évolution quantitative des populations de foreurs sur le maïs cultivé en première saison dans le Centre. En comparaison avec le parasitisme étudié en deuxième saison dans cette même région, il y a eu une nette différence en faveur de la deuxième saison où le niveau parasitaire a été situé nettement au-dessus de celui de la première saison, à toutes les dates d'échantillonnage. Dans la même année, nous avons suivi les variations des populations de foreurs et de Diptères sur une variété de sorgho rouge à cycle long dans le Nord. Des fluctuations très discrètes sont alors observées jusqu'à la date du 8e échantillonnage à partir duquel il a été noté une ascension spectaculaire jusqu'à l'avant dernière date d'échantillonnage. La culture du maïs de la deuxième saison du Centre a été attaquée en début de végétation à un niveau parasitaire remarquablement plus élevé que celui du début d'attaque des foreurs sur cette culture en première saison de la même région

IV — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Au cours de nos évaluations quantitatives à partir des divers échantillonnages, nous avons effectué nos comptages tous stades confondus et toutes espèces confondues pour certains genres d'insectes représentés par les foreurs et les Diptères. Cette manière de procéder ne permet d'étudier les effets des facteurs climatiques ni sur un stade précis d'une espèce donnée ni même sur une espèce précise d'un genre représenté par plusieurs espèces dans les milieux. *S. calamistis* HAMPSON par exemple qui vit habituellement dans les zones des savanes marquées de saison sèche prononcée (TAMS et BOWDEN, 1952) se rencontre surtout dans le Nord du Bénin alors que *S. nonagrioides botanephaga* a été surtout échantillonné dans le Sud et le Centre du pays. Il en a été de même du genre *Chilo* représenté par deux espèces dans nos échantillons. Le genre *Athertgona* comporte aussi au moins trois espèces dans lesquelles *A. soccata* a été la plus représentée. Notre manière de procéder en quantifiant tous les stades larvaires groupés chez les foreurs et chez les Diptères nous a néanmoins permis d'assimiler les pupes et les chrysalides à un stade larvaire quelconque et de les comptabiliser au même titre que les larves dans nos échantillons

Dans ces conditions expérimentales, on peut donc affirmer que les pics d'abondance des populations chez les ravageurs étudiés coïncident généralement en cours de saison agricole avec la fin des générations pour quelques espèces dont certaines peuvent même parfois être polyvoltines. Il est toutefois aisé de constater (Fig. 5, 6, 7 et 8) que les générations de ces ravageurs s'achèvent pour la plupart des espèces avec la phase de maturité des épis (maïs) ou des panicules (sorgho) puisque les sommets des pics d'abondance enregistrés se situent presque toujours au moment de la récolte. A partir de cette période délicate, le rôle des plantes-hôtes est alors primordial pour relayer les cultures en place et assurer ainsi souvent sur une génération entière le cycle de reproduction (accouplement et ponte) chez les imagos et celui du développement post-embryonnaire chez les larves issues de cette reproduction.

A la lumière de cette étude que nous venons d'effectuer sur les fluctuations des populations chez les ravageurs des Graminées cultivées tels que : Lépidoptères foreurs des tiges et des épis du maïs, Lépidoptères et Diptères nuisibles des pieds du sorgho en végétation, il nous a paru clair que les variations des conditions de milieu ont généralement des effets marquants sur la dynamique des populations chez ces ravageurs.

Dans ce contexte climatique, les éléments les plus importants à considérer paraissent être les suivants :

1 — INFLUENCE DE LA PLUVIOMÉTRIE

L'intervention des précipitations dans le processus de régulation des niveaux de populations chez les foreurs de tiges et d'épis ainsi que chez les Diptères des pieds en végétation est surtout spectaculaire et très marquante avec les pluies torrentielles qui agissent par lessivage sur les oeufs et par entraînement par noyade sur les plus jeunes stades et plus particulièrement les larves de premier stade qui chez les foreurs surtout, sont généralement considérées comme le stade itinérant de la colonie alors que dès le deuxième stade, les larves forent une galerie dans la tige et s'y installent. Pour ce qui est de l'entraînement des oeufs par les eaux de pluies, nous pensons que le lessivage doit être beaucoup plus prononcé chez les Pyrales puisqu'elles pondent généralement les oeufs sur la face inférieure des feuilles alors que les Noctuelles déposent souvent leurs oeufs dans la gaine foliaire.

Les effets des pluies dans le processus de régulation sont toujours spectaculaires sur les jeunes stades de la cochenille farineuse du manioc *Phenacoccus manihoti* MATILE FERRERO (FABRES, 1982). PRADHAN *et al.* (1971) ont particulièrement insisté sur cette même action régulatrice des précipitations abondantes sur les variations des populations larvaires d'*A. soccata* RONDANI chez une variété de sorgho hybride cultivée à New-Delhi. De même, l'intervention des pluies dans les fluctuations des populations imaginales de *Diopsis thoracica* WESTWOOD et *Diopsis apicalis* WESTWOOD en liaison avec la phénologie d'un riz de bas-fond cultivé en Côte-d'Ivoire a été mise en évidence par COCHEREAU (1978).

Nous avons clairement observé cette action mécanique des pluies sur les fluctuations des populations des foreurs et des Diptères au cours de nos échantillonnages même si ces précipitations surviennent dans les périodes les plus favorables au développement de ces insectes car leurs populations décroissent toujours brutalement dans nos observations effectuées à la suite des violentes précipitations.

2 — *INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ RELATIVE*

L'influence de la température reste dans la nature très difficile à distinguer et à dissocier de celle de l'humidité relative puisque ces deux facteurs varient toujours simultanément et de manière inverse. Ainsi avons-nous suivi à partir des diagrammes des figures 5, 6 et 7, toutes les concordances d'action entre la température et l'humidité relative dans le phénomène de variations des populations chez les foreurs et chez les Diptères.

Grossièrement, nous pouvons considérer la zone encadrée par les valeurs suivantes comme la plus favorable à l'activité des foreurs et des Diptères : 26°C, 75 % H.R. et 28°C, 65 % H.R. En dessous de 20°C et pour des valeurs d'humidité relative supérieures à 80 %, de même qu'en dessus de 30°C et pour des valeurs d'humidité relative inférieures à 45 %, l'activité des foreurs et des Diptères des Graminées semble être considérablement réduite. PRADHAN *et al.* (1971) ont situé la meilleure zone d'activité chez *A. soccata* sous le seul effet de température entre 15°C et 30°C.

Les effets cumulés, ressentis au contact des températures extrêmes (maxima et minima) engendrent très souvent des répercussions fâcheuses sur la biologie des ravageurs dans l'agro-système surtout si les écarts thermiques sont accentués. Ces valeurs des températures extrêmes renseignent beaucoup mieux sur la nature des climats que leurs valeurs moyennes qui en réalité ne sont généralement pas défavorables à la biologie des ravageurs. POLLET *et al.* (1978) ont signalé que les paramètres climatiques interviennent en modulant les données biologiques des espèces.

3 — *INFLUENCE DE LA SÉCHERESSE*

L'influence de la sécheresse semble agir sur les fluctuations des populations des foreurs et des Diptères de deux manières inverses :

a) Sécheresse survenue au cours de la saison agricole

La sécheresse et d'une manière générale tout déficit hydrique, survenus au cours de la saison agricole, influent toujours favorablement sur les populations des foreurs et des Diptères puisque les escalades les plus spectaculaires observées dans les variations des populations lors de nos échantillonnages se situent toujours une période de sécheresse.

b) Sécheresse survenue en période d'intercampagne

Si l'on considère la sécheresse au moment de la période d'intercampagne ou d'intersaison, on assite souvent au résultat contraire par rapport au cas précédent.

En effet, les périodes de sécheresse excessive et prolongée en intersaison sont d'une manière générale défavorables à l'activité des foreurs et des Diptères. Cela tient au fait que la température et l'humidité relative agissant toujours de manière inverse, l'effet thermique finit souvent par devenir excessif et le degré hygrométrique particulièrement bas au moment des périodes de sécheresse prolongée en intercampagne qui ne bénéficient donc plus de la fraîcheur même momentanée des précipitations (cas des zones sahéliennes du Nord Bénin par exemple). Ce facteur climatique caractérisé par la sécheresse survenue de cette façon est d'autant plus important sur la dynamique des populations des ravageurs que son action se fait sentir non pas seulement immédiatement sur la vie des foreurs et des Diptères en déshydratant complètement leurs tissus et en les obligeant à entrer en diapause sous une forme quelconque, mais encore, elle se répercute de façon notable sur la survie des populations chez ces insectes en fin de saison sèche.

Ce phénomène semble expliquer fondamentalement les raisons pour lesquelles les cultures de maïs et de sorgho sont généralement peu attaquées par les foreurs et les Diptères au cours de la première saison agricole au Bénin, saison toujours précédée d'une longue période de sécheresse sclérosante (début novembre à mi-mars) alors que la deuxième saison transporte au contraire une cohorte de ces divers ravageurs, que la petite saison sèche (mi-juillet à mi-septembre), donc insuffisante, n'arrive jamais à détruire. C'est ce qui explique également que les cultures de la deuxième saison dans le Sud et le Centre du pays soient attaquées très tôt par les foreurs et les Diptères au stade des jeunes plantules alors que l'attaque parasitaire au cours de la première saison dans ces mêmes régions, ainsi que dans le Nord, arrive toujours tardivement et se situe tout au long de la saison à un niveau relativement peu important (peu de jeunes plantules atteintes) que celui des attaques en deuxième saison dans le Sud et dans le Centre

Certaines conditions saisonnières particulières : le harmattan par exemple (vent très sec et froid), soufflant au Sud, au Centre et au Nord du Bénin (Tableau II), peuvent être remarquablement défavorables à la biologie des foreurs et des Diptères en agissant surtout sur les oeufs et les jeunes stades. JOTWANI *et al.* (1970) ont mis en exergue l'effet des variations saisonnières sur le développement d'*A. varia soccata* dans une culture de sorgho indien.

4 — *INFLUENCE DE L'ALTITUDE*

Le tableau II nous indique les valeurs de la longitude, de la latitude et de l'altitude dans les divers milieux où nos investigations ont été effectuées. Nous voyons que les valeurs de la longitude varient très peu du Sud vers le Nord, que celles de la latitude dans les mêmes conditions augmentent régulièrement mais relativement moins vite que celles de l'altitude Les effets altitudinaux semblent donc prévaloir sur ceux de la longitude et de la latitude dans la répartition géographique de certaines espèces de foreurs. Au Bénin, *S. nonagrioides botanephaga* sévit dans le Sud et le Centre alors que *S. calamistis* cause des ravages dans le Nord. *B. fusca* se rencontre dans le Nord et rarement dans le Centre. On en arrive ainsi à caractériser chez les foreurs des espèces de basse altitude et celles de haute altitude.

5 — INFLUENCE DES PLANTES-HÔTES DU MILIEU

Les foreurs et les Diptères transitent généralement par les plantes-hôtes au cours des périodes de sécheresse d'intercampagne. Les Graminées sauvages semblent jouer un rôle très important dans ce processus. HARRIS (1962), a mis en évidence une douzaine de Graminées cultivées ou non comme plantes-hôtes réservoirs d'une douzaine de foreurs. PRADHAN *et al.* (1971) ont signalé sept Graminées, réservoirs des diverses espèces d'*Atherigona* en saison de transition. KALODE et PANT (1967) ont particulièrement mis l'accent sur l'effet des plantes-hôtes dans le processus de développement et de comportement chez *Chilo zonellus*

(SWINHOE). TAMS et BOWDEN (1952) ont affirmé que les insectes connus aujourd'hui comme parasites du maïs vivaient de façon endémique sur des Graminées sauvages à partir desquelles leur adaptation sur la culture du maïs ne se serait faite que secondairement. CLARK *et al.* (1967) ont pensé que les renseignements rassemblés sur la biologie, la répartition, la dispersion des populations des ravageurs et sur l'influence du climat sur leur comportement sont des outils à utiliser pour prédire à court terme et à l'échelle d'une région les fluctuations saisonnières des populations de ravageurs en relation avec la phénologie de la plante-hôte.

Au Bénin, notre étude nous a permis de révéler beaucoup de Graminées sauvages ou cultivées (Tableau IV) comme plantes-hôtes servant de transition aux foreurs pendant les saisons sèches. Mais ces ravageurs peuvent transiter également par les Dicotylédones en saisons sèches (Tableau V). Nous avons régulièrement observé par exemple des larves d'*H. armigera* et d'*A. leucotreta* dans les fruits d'*Annona senegalensis* au cours des saisons sèches.

6 — *INFLUENCE DES PRATIQUES CUTURALES*

Selon LITSINGER et MOODY, cités par COCHEREAU (1982), les situations écologique et économique locales doivent en effet imposer une stratégie de gestion des populations de ravageurs fondée sur les pratiques culturales. Nous pensons que les ravageurs étant généralement inféodés à plusieurs plantes-hôtes, la pratique des cultures associées pourraient permettre aux insectes de se répartir moins densément sur les diverses cultures mises en association et de réduire ainsi l'impact de leurs dégâts par culture dans les agrosystèmes. AMOAKO-ATTA *et al.* (1983) ont conclu à la nette régulation des populations d'*A. saccata* et de *C. partellus* puis à un moindre degré, celle des populations de *B. fusca*, d'*E. saccharina*, de *S. calamistris* et d'*H. armigera* dans un système d'association des cultures : maïs - sorgho - niébé.

La pratique du semis précoce, qui permet généralement aux plantes d'atteindre un certain développement végétatif avant l'attaque des foreurs qui sévissent surtout en début des saisons agricoles précédées d'une courte période de sécheresse devrait réduire l'impact des dégâts et lutter contre les Diptères mineurs des pieds en végétation. JOTWANI et SRIVASTAVA (1968) ont montré que l'infestation tardive du sorgho par *C. zonellus* à la suite d'un semis précoce a souvent peu d'effet sur la perte de rendement en grains de sorgho à la récolte. HARRIS (1962) a affirmé que le semis précoce avec des opérations phytosanitaires en cours de culture permettent de contrôler la seconde génération de *B fusca*. POLLET *et al.* (1978), ont affirmé que la récolte anticipée des épis de maïs au stade grain laiteux ou pâteux permettrait de réduire les dégâts des foreurs. USUA (1970) a noté une différence significative dans le pourcentage de mortalité des larves de Lépidoptères foreurs en diapause dans des tiges de maïs couchées et celles non couchées laissées au champ après la récolte des épis.

Nous pensons que la destruction après les récoltes, par le feu, des substrats végétaux susceptibles d'héberger les foreurs et les Diptères, c'est-à-dire les fanes, les balles et les rafles, devrait sans doute permettre de réduire les populations de ces ravageurs en période d'intercampagne.

7 — *INFLUENCE DE QUELQUES AGENTS BIOLOGIQUES INTERVENANT NATURELLEMENT DANS L'AGRO-ÉCOSYSTÈME*

La dynamique des populations chez les ravageurs étant naturellement liée à une complexité de facteurs dépendant surtout du milieu, certains agents biologiques de l'écosystème peuvent intervenir en tant que régulateurs des populations de ravageurs. Très souvent, les déprédateurs phytophages sont attaqués par des entomophages parasites ou prédateurs qui sont à leur tour détruits par d'autres entomophages hyperparasites. On comprend donc aisément la complexité de cette chaîne trophique. En introduisant dans l'écosystgème un élément nouveau comme un insecticide pour lutter contre les ravageurs (foreurs et Diptères), on agira obligatoirement sur tout l'équilibre biologique de l'écosystème. Si l'insecticide introduit est inapproprié, la destruction des entomophages utiles engendrée par son utilisation entraînera dans le milieu une rapide résurgence des ravageurs traités, car ces derniers sont généralement plus résistants aux insecticides que leurs ennemis entomophages. C'est d'ailleurs le cas que nous observons souvent dans les milieux tropicaux après les épandages incontrôlés d'insecticides. NISHIDA (1967) a affirmé que les recherches sur la stabilité des complexes bioécologiques devront être menées dans le même temps que toute étude sur la dynamique des populations de ravageurs. HUFFAKER *et al.* (1971) suggèrent qu'il conviendrait d'abord d'évaluer dans l'étude de la dynamique des populations, les facteurs naturels de mortalité qui régularisent et stabilisent les équilibres biologiques entre phytophages parasites et prédateurs en agissant par des mécanismes de «feed-back». Selon COCHEREAU (1981), les ravageurs induits devront disparaître tout simplement par le seul fonctionnement de l'agro-écosystème restauré.

Au cours de ce travail, la multiplicité de déterminations effectuées dans des circonstances diverses sur une longue période d'échantillonnage, nous aura permis de réunir beaucoup de données relatives aux différents paramètres de comparaison nécessaires tant sur le plan climatique que sur celui de la dynamique des populations des ravageurs inventoriés afin de dégager finalement des conclusions suffisamment objectives. Ainsi donc, il apparaît clair à la lumière de tout ce qui précède, que les divers facteurs climatiques réagissant sur la dynamique des populations de ravageurs constituent avec ces derniers, une chaîne remarquablement cohérente et difficile à étudier dans l'agro-écosystème.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à l'aide constante que m'ont apportée tous les Agents Techniques du Laboratoire de Défense des Cultures pour les opérations de comptage sur le terrain.

Monsieur Bruno N'KOLA, Dessinateur-Cartographe à la Faculté des Lettes, Arts et Sciences Humaines de l'Université Nationale du Bénin n'a jamais ménagé le moindre effort pour m'apporter son aide talentueuse dès que je l'ai sollicitée pour la réalisation des figures. Qu'il trouve ici l'expression de ma plus grande gratitude

Je remercie profondément Monsieur P. PESSON, Professeur Honoraire à l'Institut National Agronomique de Paris qui malgré ses multiples occupations, a accepté de lire et de critiquer le manuscrit de ce document

BIBLIOGRAPHIE

AMOAKO-ATTA (B.), OMOLO (E.O.) and KIDEGA (E.K.), 1983. — Influence of maize, cowpea and sorghum intercropping systems on stem-pod-borer infestations. *Insec. Sci. Application.* Vol. 4, N° 1-2 , 47-57.

BRENIÈRE (J.), 1971. — Les problèmes des Lépidoptères foreurs des Graminées en Afrique de l'Ouest. *Ann. Zool. Ecol An* , 3 (3) : 287-296

CLARK (L.K.), GEIER (P.W.), HUGHES (R.D.) and MORRIS (R.F.), 1967. — The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen and Co. Ltd. London : 232 p

COCHEREAU (P.), 1978. — Fluctuations des populations imaginales de *Diopsis thoracica* WESTWOOD et *Diopsis apicalis* WESTWOOD (Diptera, Diopsidae) en liaison avec la phénologie d'un riz de bas-fond à Bouaké (Côte-d'Ivoire). *Cah. O.R.S.-T.O.M*, sér Biol. vol. XIII, n°1 : 45-58.

COCHEREAU (P.), 1981. — Réflexions à propos de la lutte contre les insectes ravageurs des cultures vivrières africaines . Rapport technique. O.R.S.T.O.M. Laboratoire d'Entomologie Agricole. Bouaké:22 p.

COCHEREAU (P), 1982. — Les conditions de la lutte contre les insectes ravageurs des cultures vivrières africaines. *Entomophaga* 27 (n° H.S.) : 5-10.

FABRES (G.), 1982. — Biocécologie de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti*, Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. II — Variations d'abondance et facteurs de régulation. *Agron. Trop.*, XXXVI, n°4 : 369-377.

HARRIS (K.M), 1962. — Lepidopterous stem borers of cereals in Nigeria. *Bull. Ent. Res.*, (1) : 139-172.

HUFFAKER (C.B.), MESSENGER (P.S.) and DE BACH (P.), 1971. — The natural enemy component in natural control and the theory of biological control, in : Biological control, C.B. HUFFAKER Ed., Plenum Publishing Corp., New-York : 16-67

JOTWANI (M.G.) and SRIVASTAVA (K.M), 1968 — Effect of late infestation of the stem borer *Chilo zonellus* (SWINHOE) on the yield of sorghum grains. *Indian J. Ent.* **30** (1) : 90-91.

JOTWANI (M.G), MARWAHA (K.K.), SRIVASTAVA (K.M.) and YOUNG (W.R.), 1970. — Seasonal incidence of shootfly (*Atherigona varia soccata* ROND.) *in* JOWAR hybrids at Delhi Indian. *J. Ent.*, **32** (1) 7-15.

KALODE (M.B.) and PANT (N.C.), 1967. — Effect of host plants on the survival, development and behaviour of *Chilo zonellus* (SWINHOE) under laboratory conditions. *Indian J. Ent.*, **29** (1) : 48-57

NISHIDA (T.), 1967. — On the ecology of stem borers in Asia (Research on the natural enemies of rice stem borers). *Mushi*, 39 : 23-31.

POLLET (A.), MAURITZ (R.) et VAN ROON (N.), 1978. — Les ravageurs du maïs en Côte-d'Ivoire. Données qualitatives et quantitatives pour la Basse Côte. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol. vol. XIII, n°1 : 71-85.

PRADHAN (S), JOTWANI (M.G), KUNDU (G.G), SINGH (V.S), SINGH (S.P), SINGH (S.). BHAMBURKAR (M.W), DANG (K), SUKHANI (T.R.), MARWAHA (K.K), SHARMA (G.C.), SRIVASTAVA (B.K), SRIVASTAVA (K.P), SRIVASTAVA (B.G), DOHAREY (K.L.), VERMA (K.K), CHANDRA (D), CHAUDHARI (S), LAL (R.), ANAND (M), KISHORE (P), PANT (N.C), YOUNG (W.R.), VEDAMOORTHY (G) and MATAI (B.H), 1971. — Investigations on insect pests of sorghum and millets (1965-1970). Final technical Report P.L 480 Project Grant n° FG.IN.227 Project n°A7. Ent. 31 : 157 p.

TAMS (W.H.T.) and BOWDEN (J.), 1952. — A revison of the african species of *Sesamia* and related genera. *Bull. Ent. Res.*, 43 (4) : 645-678

USUA (J.E.), 1970. — Diapause in the maize stem borer *B. fusca*. *J. Econ. Ent.* 63 : 1605-1612.

Bull Ecol., t. 18, 4, 1987, p. 495-496

Tribune

ÉCOLOGIE ET BIOTECHNOLOGIE : INDÉPENDANCE OU COMPLÉMENTARITÉ ?*

par Jorge Paula CANCELA DA FONSECA

«Analyse des Systèmes Écologiques, Écologie du Sol», C.N.R.S. et Université Paris 7, Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière — 77300 FONTAINEBLEAU

Parmi les branches diverses de la Biologie, l'Écologie se trouve actuellement, en France, dans une situation peu confortable bien qu'elle soit aussi indispensable au développement technologique de l'Homme que la Biologie moléculaire, voire la Biotechnologie.

Ainsi, si «les techniques nouvelles... livrent à la compréhension les bases moléculaires que sous-tendent les propriétés biologiques» (CERT, s.d.), elles sous-tendent, donc, nécessairement les propriétés écologiques d'adaptation au milieu environnant, soit dans le cadre des systèmes écologique naturels (écosystèmes, peuplements, populations), soit dans celui des systèmes écologiques artificiels (agro-écosystèmes).

Par ailleurs, la Biotechnologie étant «l'utilisation des systèmes biologiques pour la production ou l'amélioration des biens», la Communauté Européenne de la Recherche et de la Technologie insiste beaucoup sur une «évaluation plus systématique des risques potentiels.. lors du passage à grande échelle des applications nouvelles... vers le champ ou vers l'implantation pilote» (CERT, s.d). Cette évaluation pour les produits biotechnologiques nouveaux d'intérêt agricole, même médical, doit passer inévitablement par l'application de méthodes écologiques. Il est primordial, d'une part de connaître la capacité d'adaptation de ces produits au milieu naturel, pour eux «nouveau», et d'autre part de connaître leur innocuité par rapport à ce même milieu.

Considérons, à titre d'exemple, l'expérience américaine. Aux objections des écologistes (BROWN *et al.*, 1984 ; COLWELL *et al.*, 1985) concernant les risques potentiels de l'introduction dans l'environnement de ces nouveaux produits dûs au génie génétique (microorganismes, plantes), certains scientifiques, soit sont en principe d'accord tout en précisant que ces risques sont mineurs et ne sont pas plus importants que ceux introduits par les organismes obtenus par les croisements génétiques traditionnels (BRILL, 1985 a, b), soit s'opposent à toute régulation normative des risques, en défendant la thèse des énormes avantages de ces nouveaux produits par rapport à des risques hypothétiques et du coût trop élevé de l'application des normes de sécurité (SZYBALSKI, 1985).

* Reçu le 3 juin 1987

Néanmoins, parmi les pays biotechnologiquement avancés, les U.S.A. ont été un des premiers à établir des normes de sécurité (BROWN *et al.*, 1984 ; SASSON, 1984 ; BRILL, 1985 a ; ANONYME, 1986). Ainsi, encore récemment (Juin 1986) le White House Office of Science and Technology Policy a publié le projet d'un Registre Fédéral — «Coordinated Framework for Biotechnology Regulation» — et a sollicité sur celui-ci les commentaires de différentes institutions dont l'Ecological Society of America (SHARPLES et REICHLE, 1987 ; COLWELL *et al.*, 1987). Parallèlement, outre la CEE (CERT, s.d.), un groupe de travail de l'ONUDI, de l'OMS et du PNUE a été formé (1986) sur la sécurité en matière de biotechnologie «pour établir des lignes directrices concernant la sécurité dans la recherche, le développement et l'application industrielle, et le rejet dans l'environnement des bactéries dont le patrimoine génétique a été modifié» (ANONYME, 1986).

Les écologistes non seulement ne peuvent pas être absents dans le processus de créations d'organismes produits par le génie génétique et dans l'évaluation des risques de leur introduction dans l'environnement (BROWN *et al.*, 1984 ; COLWELL *et al.*, 1987), mais ils sont, selon FORCELLA (1984), les scientifiques les plus aptes à développer les directions conceptuelles de la la Biotechnologie, en suggérant le choix des espèces, des caractères et des processus à soumettre aux manipulations du génie génétique.

Ainsi, le problème de l'obtention de cultures résistantes aux herbicides par la méthode de la propagation clonale, comme par exemple le colza, implique une réduction de leur croissance et rendement d'environ 10 à 20 %. Toutefois, si on sélectionne des nouvelles plantes avec un taux élevé d'expansion d'aire foliaire, on sait que cette nouvelle plante sera écologiquement en meilleures conditions de compétition avec les mauvaises herbes germant à proximité, et donc de survie ; et ce, par ailleurs, par un coût moindre que celui qu'implique sa survie par sélection de sa résistance aux herbicides, c'est-à-dire le coût de la sélection plus celui des herbicides (FORCELLA, 1984).

Le problème des mauvaises herbes fait partie des risques soulevés par les écologistes américains : celui des combinaisons intra-génériques (COLWELL *et al.*, 1987). D'abord,

plusieurs des plus importantes mauvaises herbes sont congénériques avec des espèces cultivées et par ailleurs sont souvent le résultat d'hybridations intra-génériques. La création de variétés résistantes aux herbicides donne aux plantes cultivées un avantage sur les mauvaises herbes. Cependant, il y a le risque que ces nouvelles variétés produites par le génie génétique puisse, par transfert génétique dans les conditions naturelles, créer de nouvelles mauvaises herbes avec un pouvoir de dissémination important. Il est donc nécessaire d'étudier expérimentalement leurs caractéristiques d'adaptation au milieu, leurs taux de survie et de compétition, ainsi que l'influence des facteurs de l'environnement sur les taux de transfert génétique, influence mal connue.

Si, dans le milieu naturel et en ce qui concerne les plantes, on peut considérer les transferts génétiques comme relativement peu importants, ils sont d'une grande importance en ce qui concerne les microorganismes, comme les bactéries et les champignons (COLWELL *et al.*, 1987). Ce fait comporte un «risque» considérable quand on tient compte des manifestations génétiques des microorganismes pathogènes et non-pathogènes. Dans quelle mesure peut-on affirmer qu'un «nouvel» organisme non-pathogène ne deviendra pas pathogène dans les conditions naturelles, dans certaines conditions naturelles non prévues ou prévisibles, ou dans des conditions naturelles modifiées par l'homme ?

Il est connu, même par rapport aux organismes «classiques», que certaines modifications du milieu ont «transformé» des espèces non-nuisibles en espèces nuisibles. Par exemple, certaines espèces de Collemboles Isotomides (Insectes) sont devenues des espèces nuisibles aux semis de betterave après que leur environnement ait été modifié par l'application des pesticides qui ont décimé leurs prédateurs, les Acariens Gamasides (CANCELA DA FONSECA, 1977).

Néanmoins, dans le cadre du génie biologique à incidences écologiques, apparemment sans risques potentiels, on peut signaler, entre autres, la sélection et la production de micro-organisme utilisés dans la lutte biologique intégrée, dans la dépollution, dans la bioconversion des déchets agricoles, dans le transfert de gènes de fixation de l'azote dans les cellules de certaines plantes cultivées (GROS *et al.*, 1979).

Du point de vue écologique, l'évaluation des risques potentiels à laquelle fait allusion la Communauté Européenne de la Recherche et de la Technologie (CERT, s.d.) doit considérer, selon BROWN *et al.* (1984), un certain nombre d'effets adverses éventuellement occasionnés par les nouveaux organismes «génie-génétiques». Effets : a) sur les compétiteurs, b) sur les prédateurs, les parasites et les pathogènes, c) sur les proies, les hôtes et les symbiontes, d) sur le rôle des nouveaux organismes comme vecteurs des pathogènes, e) sur les processus écosystémiques (effets biogéochimiques), et f) sur l'habitat.

Toutefois, le rôle de l'Écologie par rapport à la Biotechnologie ne doit pas être seulement celui d'évaluer et de tester expérimentalement les risques potentiels (rôle passif), mais aussi de caractériser et d'étudier le dynamisme écologique des nouveaux organismes obtenus par le génie génétique (rôle actif).

L'étude comparée du comportement écologique des organismes «génie-génétiques» et de celui des organismes «parents» est donc du plus grand intérêt scientifique. Taux d'accroissement, de survie, de compétition, de prédation, de parasitisme. Rapports trophiques. Rôle dans les cycles biogéochimiques. Réaction sous l'impact des facteurs abiotiques. Évolution des potentialités d'adaptation au milieu naturel et aux milieux artificiels... Un nouveau champ de recherche est ainsi ouvert : appliqué et théorique, absolu et relatif

En conclusion, et en accord avec GROS, JACOB et ROYER (1979), «la domestication des microorganismes» peut «bien avoir des conséquences aussi importantes que jadis celle des bêtes et des plantes» et même au déploiement d'une «technologie nouvelle» — la Biotechnologie. Ceci n'empêche pas, bien au contraire, de mieux «comprendre le fonctionnement des écosystèmes et de préciser la place, le rôle et les interactions des êtres vivants tant microscopiques que macroscopiques», c'est-à-dire de «mieux connaître notre milieu, son organisation, ses habitants... condition nécessaire à notre survie» ce qui même au développement de cette science traditionnelle «à facette multiples» — l'Écologie.

RÉFÉRENCES

ANONYME, 1986. — Vers des lignes directrices concernant la sécurité de l'application de la biotechnologie. *Nouvelles du PNUE*, Novembre/Décembre, 9.

BRILL (W.J.), 1985a — Safety concerns and genetic engineering in agriculture. *Science*, 227, 381-384.

BRILL (W.J.), 1985 b. — Genetic engineering in agriculture. Letter. *Science*, 229, 115-116, 118.

BROWN (J.H.), COLWELL (R.K.), LENSKI (R.E.), LEVIN (B.R.), LLOYD (M.), REGAL (P.J.) & SIMBERLOFF (D.), 1984. — Report on workshop on possible ecological and evolutionary impacts of bioengineering organisms released into the environment. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 65, 436-438

CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1977. — Quelques remarques à propos de la résilience et de la stabilité dans les écosystèmes. *Rev. Quest. Sci.*, 148, 423-444.

CERT (LA COMMUNAUTÉ EUROPÉENNE DE LA RECHERCHE ET DE LA TECHNOLOGIE), s.d. — *BEP-BAP, Biotechnologie* Commission des Communautés Européennes, Bruxelles, 16 p.

COLWELL (R.K.), NORSE (E.A.), PIMENTEL (D.), SHARPLES (F.E.) & SIMBERLOFF (D.), 1985. — Genetic engineering in agriculture. Letter. *Science*, 229, 111-112.

COLWELL (R.K.), BARNTHOUSE (L.W.), DOBSON (A.), TAUB (F.) & WETZLER (R.), 1987. — Response to the Office of Science and Technology Policy Notice «Coordinated Framework for Regulation of Biotechnology». *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 68, 16-23.

FORCELLA (F.), 1984 — Ecological biotechnology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 65, 434-436.

GROS (F.), JACOB (F.) & ROYER (P.), 1979. — *Sciences de la vie et société*. La Documentation française, Paris, 288 p.

SASSON (A.), 1984. — *Biotechnologies : challenges and promises* UNESCO, Paris, 315 p.

SHARPLES (F.E.) & REICHLE (D.E.), 1987. — ESA participation in issues related to genetically engineered organims. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*/ 68, 15-16.

SZYBALSKI (W.), 1985. — Genetic engineering in agriculture. Letter. *Science*, 229, 112, 115

RÉSUMÉS DE THÈSES

Daniel ROUGON. — **Coléoptères coprophiles en zone sahélienne : étude biocénotique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de la matière organique du sol.** Thèse de Doctorat d'État ès-Sciences soutenue le 10 juin 1987 devant l'Université d'Orléans - JURY : MM. J. LEVIEUX, *Président* ; J. TRICHET, J.P. LUMARET, R. PAULIAN, Y. CAMBEFORT, J. KILIAN, J.C. QUENTIN, Université d'Orléans, laboratoire d'Écologie animale et Zoologie, B.P. 6759, 45067 ORLÉANS Cedex 2 (France) (324 pages, 102 figures, 29 tableaux, 10 planches, 341 références bibliographiques).

Depuis la terrible sécheresse de 1972-1973, les autorités nigériennes ont mis l'accent sur l'autosuffisance alimentaire céréalière. Cet impératif a, alors, conduit l'auteur à se pencher sur les problèmes de fertilisation des sols sableux où l'on cultive le mil. Quatre vingt dix pour cent des terres cultivables sont consacrées à cette culture.

La poussée démographique de ces dernières années a entraîné l'abandon progressif de la jachère. De ce fait la presque totalité des terres cultivables est, aujourd'hui, utilisée. Pour sortir de cette impasse, il faut absolument augmenter le rendement du mil à l'hectare qui est actuellement de l'ordre de 400 kg/ha. Pour améliorer ce rendement très faible, il est possible d'intervenir à plusieurs niveaux : sélection des variétés de mil, fertilisation des sols par apport d'engrais, etc. Mais cette amélioration de la fertilité des sols sahéliens doit s'effectuer sans modifier notablement les méthodes culturales traditionnelles des cultivateurs nigériens. En raison du coût élevé des engrais chimiques, le cultivateur nigérien ne peut utiliser que des engrais naturels apportés, essentiellement, par les excréments de bovidés.

Le cultivateur nigérien ne pratique pas l'enfouissement des bouses de zébu par la technique du labour ; il laisse les fèces sur place. La seule possibilité naturelle qui s'offre est l'incorporation des excréments, dans le sol, par les Insectes coprophages.

Pour montrer le rôle capital des Insectes coprophages dans la fertilisation des sols sableux sahéliens et plus particulièrement leur impact dans le recyclage de la matière organique, l'auteur a étudié les Scarabaeidae coprophages et leur comportement nidificateur dans un parc près de Niamey (Niger) de 1976 à 1981. C'est la première étude, sur les Insectes coprophiles, réalisée, durant plusieurs années, en zone semi-aride. Elle vient en complément de celles de WALTER (1978) au Zaïre et de CAMBEFORT (1984) en Côte d'Ivoire, menées en zone tropicale humide.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

CHAPITRE I : LE MILIEU SAHÉLIEN ET LES ZONES D'ÉTUDE

L'étude des sols sahéliens dans un parc expérimental, près de Niamey, a montré que ceux-ci se rangent dans la classe des sols ferrugineux tropicaux non ou très peu lessivés. Leur texture trop sableuse et leur structure trop sujette à dessiccation excluent la présence de lombrics tout en permettant leur colonisation par des Insectes fouisseurs coprophages. Ces sols supportant les grandes cultures de mil, sorgho, niébé, arachide, l'auteur s'est attaché à l'étude du rôle que jouent les Insectes fouisseurs coprophages dans le fonctionnement et la fertilité de tels sols.

Le Sahel possède une richesse constituée par la masse considérable de bouses de zébu déposées sur les sols sableux où sera cultivé le mil dès les premières pluies. L'auteur insiste sur l'étude de la bouse de zébu du Sahel en tant que «microbiotope» (caractéristiques physiques, quantités émises, teneur en eau, composition chimique, microclimat).

Au Sahel, en raison du climat contraignant, les bouses présentent des caractéristiques très différentes de celles des pays tropicaux humides et des pays tempérés : poids moyen de 1 kg ; teneur moyenne en eau de 71 % (inférieure de 12 % par rapport aux autres régions du globe) qui leur confère une consistance moins pâteuse. La durée moyenne d'évolution de cette synusie est de 10 jours. Au-delà de cette limite, la bouse ne représente qu'un abri éventuel, si elle n'a pas été enfouie dans le sol par des Insectes coprophages. La bouse est pauvre en azote (environ 1 % de la matière sèche) et en éléments minéraux (notamment en calcium : 0,05 %). Bien que la bouse conserve une température interne élevée (25,9°C ± 6,8°C en janvier, 36,6°C ± 5,9°C en avril), elle constitue un micro-écosystème tampon atténuant les caractéristiques climatiques drastiques qui sévissent dans le milieu environnant. Ce microclimat contraignant impose aux Scarabaeidae et aux Aphodidae coprophages des adaptations particulières (cycles biologiques courts, plasticité comportementale, cleptoparasitisme).

CHAPITRE II : MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les méthodes et techniques utilisées sur le terrain et en laboratoire lors de cette étude sont décrites et analysées.

CHAPITRE III :
LA FAUNE DES BOUSES DE ZÉBU AU NIGER

Durant l'année 1978-1979, il a été procédé à un recensement de tous les Insectes coprophiles récoltés dans 240 bouses de zébu de 1 kg : 18.465 individus répartis en 8 ordres ont été prélevés.

Parmi les Insectes coprophiles adultes, les Coléoptères dominent très largement (93,01 % de l'entomofaune coprophile globale) et sont représentés par 20 familles. Les Isoptères qui ne colonisent que les bouses âgées et sèches arrivent en deuxième position (3,1 %) suivis par les Hyménoptères (essentiellement des fourmis).

Il est important de signaler l'absence totale de Lumbricidae dans les prélèvements, le sol sableux sahélien en étant dépourvu.

L'auteur passe en revue toutes les espèces de Coléoptères (répartition biogéographique, données écologiques et biologiques) en insistant plus particulièrement sur les 20 espèces de Scarabaeidae et les 20 espèces d'Aphodiidae (l'habitus des principales espèces de Coprophages a été représenté).

CHAPITRE IV :
ÉVOLUTION ANNUELLE DE LA FAUNE DANS UNE BOUSE DE ZÉBU

L'étude détaillée de l'évolution annuelle de la faune dans les bouses de zébu a mis en évidence l'importance fonctionnelle de quatre familles des Coléoptères, deux familles renfermant des espèces coprophages : Scarabaeidae et Aphodiidae, deux autres des prédatrices : Histeridae et Staphylinidae. La dynamique des peuplements de ces quatre familles a été analysée au niveau de l'effectif et de la biomasse. Une étude plus détaillée a été effectuée sur les fluctuations annuelles de l'effectif et de la biomasse des principales espèces de Scarabaeidae et d'Aphodiidae.

L'étude de la succession des peuplements coprophiles en fonction du vieillissement des bouses aux diverses saisons (juillet : début de saison des pluies ; septembre : fin de saison des pluies ; janvier : saison sèche et froide ; avril : saison sèche et chaude) permet d'établir l'ordre des vagues d'invasion et de préciser leurs fonctions au sein de cette synusie. En juillet, dès son dépôt, la bouse attire de nombreuses espèces de Diptères, principalement des Sepsidae et Muscidae, recherchant un milieu pour y déposer leurs oeufs ou leurs larves. Cette première vague d'invasion ne dure que deux à trois heures en raison de la formation rapide d'une croûte à la surface de la bouse empêchant toute ponte. Ce comportement opportuniste permet à leurs larves saprophages de se développer dans un milieu propice. Une deuxième vague suit, constituée par nombre de coprophages (Aphodiidae et Scarabaeidae) et quelques prédateurs (Staphylinidae et surtout Histeridae). Les Aphodiidae et Scarabaeidae atteignent respectivement leurs densités maximales les deuxième et troisième jours. Passé ce pic, les densités des Scarabaeidae s'amenuisent pour s'éteindre au septième jour, alors que celles des Aphodiidae diminuent progressivement pour disparaître le neuvième. Les prédateurs Staphylinidae et Histeriae dominent du troisième au sixième jour avec une densité maximale le quatrième jour ; puis ils quittent la bouse vers le 9ème jour. Au cinquième jour, une troisième vague envahit la bouse qui a alors perdu sa spécificité originelle par suite du dessèchement et des modifications chimiques. Elle consiste en espèces originaires de la surface du sol ou du sol :

— Entomobryidae, Isotomidae (Collemboles) et Tenebrionidae : dont on pense qu'ils sont saprophages.

— Formicidae ; représentée par trois genres : *Pheidole* : granivore et prédateur, *Monomorium* : omnivore, *Messor* : granivore.

— Carabidae et Araneidae : prédateurs de nombreux ordres coprophiles.

En avril, la bouse est soumise à des conditions climatiques extrêmes qui autorisent à souligner les différences fonctionnelles caractérisant cette synusie. En effet, à cette saison les vagues d'invasion sont moins nettement définies qu'en juillet.

Dès les premières heures du dépôt des bouses, ces dernières sont envahies simultanément par les Diptères qui viennent pondre mais aussi par les coprophages et les prédateurs. Il existe ainsi un télescopage des arrivées induit par l'évolution très rapide du système sous les conditions climatiques extrêmes qu'il subit.

Les coprophages Scarabaeidae (quatre espèces seulement) et les Aphodiidae (une seule espèce *Nialus lividus*) présentent leur densité maximale au premier jour puis celle-ci diminue rapidement. Les prédateurs Staphylinidae dominent le troisième jour et les Histeridae, très abondants du troisième au huitième jour, atteignent leur densité maximale le sixième jour A partir du troisième jour, les Arthropodes plus particulièrement à la surface du sol ou au sol colonisent la bouse déjà asséchée : Tenebrionidae, Carabidae, Formicidae, Araneidae, Hétéroptères. Alors qu'en juillet les Termites ne sont pas présents dans les bouses, en avril cet ordre d'Insectes ne trouvant pas de cellulose ailleurs vient s'y réfugier en masse. Les Termites dominent largement après les Histeridae du troisième au dixième jour avec un maximum le cinquième jour.

Les deux autres saisons, septembre et janvier, présentent des vagues d'invasion semblables à celles de juillet mis à part la densité maximale décalée d'un jour. Ainsi, l'ordre d'arrivée des divers groupes est-il respecté en toutes saisons. On note seulement un regroupement des vagues de colonisation aux premières heures lorsque l'évolution physique des bouses est caricaturalement rapide par rapport à celle qu'elle connaît sous d'autres climats. Il est à noter que la bouse sahélienne ne renferme pratiquement pas d'Hydrophilidae et aucun Annélide.

L'étude des successions de Coprophiles permet de mettre en évidence divers intervenants dans la dégradation des bouses sahéliennes. S'ajoutent à l'entomofaune étudiée d'autres animaux qui dégradent les bouses en les retournant pour y récolter des Insectes : Oiseaux, Reptiles. Les zébus, par ailleurs, en piétinant leurs bouses en provoquent l'émiettement.

En saison sèche au Sahel, les microorganismes ne semblent pas jouer un rôle important dans le processus de dégradation des bouses. En revanche, ils doivent probablement intervenir en saison des pluies, mais leur impact n'a pas été étudié.

Ainsi, aux diverses époques de l'année, ce sont les Insectes coprophiles, qui, par l'élaboration d'un important réseau de galeries dans les bouses, favorisent l'aération, la dessication, l'émiettement et en dernier lieu la disparition de ce milieu.

Au Sahel, parmi les Coprophiles, les Scarabaeidae, grâce à leur comportement nidificateur, jouent le rôle le plus important dans la dégradation de la matière organique. A un degré moindre, les Aphodiidae interviennent aussi dans le recyclage de la matière organique par un comportement adapté au climat semi-aride.

CHAPITRE V :
COMPORTEMENT NIDIFICATEUR

L'auteur étudie le comportement nidificateur spécifique de quatre espèces de Scarabaeidae Coprinae les plus communes du Sahel qui jouent en saison sèche un rôle primordial dans la fertilisation de sols. Ces espèces appartiennent à trois tribus :

— Onitini : *Onitus alexis* Klug

— Oniticellini :
- *Euoniticellus intermedius* (Reiche)
- *Oniticellus formosus* Chevrolet
- *Onthophagus gazella* Fabricius

Une cinquième espèce de la tribu des Coprini : *Catharsius phidias* 01. joue un rôle prépondérant dès les premières pluies dans le domaine nord sahélien : l'auteur en décrit son comportement nidificateur. Le Cleptoparasitisme d'Aphodiidae et de deux autres espèces de Scarabaeoidea est relaté.

L'étude du comportement nidificateur des Coprophages sahéliens souligne des adaptations possibles en fonction du type de sol, des saisons, au sein d'une même espèce. Il s'avère difficile d'incorporer ces différents comportements nidificateurs dans la classification d'HALFFTER et EDMONDS (1982). Peut-être serait-il nécessaire de repenser en termes plus souples ce type de classification trop rigide pour traduire la plasticité comportementale des Scarabaeidae soumis à des conditions climatiques extrêmes ?

Par exemple, *E. intermedius* présente deux types de comportement nidificateur selon la saison : un comportement «ontidien» en saison sèche et chaude correspondant à une teneur en eau du sol sous-jacent à la bouse de 1 % et un comportement «onthophagien» au début de la saison des pluies correspondant à une teneur en eau du sol sous-jacent à la bouse de 2 à 10 %. Ainsi le comportement nidificateur n'est-il pas fixé et immuable, il est modulable et s'adapte aux conditions du moment.

En saison sèche, les Scarabaeoidea révèlent des stratégies comportementales nidificatrices bien adaptées aux particularités du climat semi-aride

Les Aphodiidae en général et le Scarabaeidae *O. formosus* nidifiant dans la bouse ou à l'interface sol-bouse sont des endocoprides. Trois Scarabaeidae *O. alexis, E. intermedius* et *O. gazella* nidifiant à différentes profondeurs dnas le sols sont des paracoprides. Ces deux types de comportement nidificateur aboutissent à une stratification des nids, entraînant un émiettement de bouses à la surface su sol et une incorporation étagée de la matière organique dans le sol.

Par leur comportement cleptoparasite envers ces trois espèces, quatre Aphodiidae (*M. rougoni, N. bayeri, N. nigritus, N. lividus*) complètent cette entomofaune de décomposeurs de la matière organique. Ce phénomène leur permet de survivre en saison sèche et de participer, ainsi, au recyclage de la matière organique. Les relations hôte-cleptoparasite sont obligatoirement plus lâches que les relations hôte-parasite car elles sont surtout induites par des conditions écologiques défavorables. Ainsi le cleptoparasitisme apparaît-il, principalement, comme une adaptation aux climats arides et semi-arides. *O. formosus* par sa stratégie comportementale endocopride épigée s'affranchit du cleptoparasitisme.

Ces Coprophages jouent, en définitive, un rôle primordial dans la dissémination sur de grands espaces de la matière organique et dans la disparition des bouses évitant ainsi la stérilisation des sols sahéliens. Ces auxiliaires sont précieux pour l'homme puisqu'ils sont à l'origine du recyclage de la matière organique et surtout de l'azote, permettant une relative fertilité des sols sahéliens.

CHAPITRE VI :
COMPOSITION CHIMIQUE DU SOL SAHÉLIEN. RÔLES RESPECTIFS DU ZÉBU ET DE L'INSECTE DANS LA FERTILISATION

Les analyses pédologiques effectuées au Sahel révèlent un sol particulièrement pauvre en éléments minéraux assimilables en matière organique et pratiquement dépourvu d'acides humiques.

Pour préciser le rôle des Insectes coprophages dans l'amélioration de la fertilité de ces sols, deux séries d'expériences ont été tentées.

La première a consisté en un apport de six cents kilogrammes de bouses sur le parc avant la saison sèche, les Coprophages intervenant naturellement. L'introduction de matière organique dans le sol par ces Insectes entraîne une augmentation relative importante des teneurs en C. organique, azote, phosphore et bases échangeables à un moment propice pour la reprise de la végétation, c'est-à-dire au début de la saison des pluies. Ainsi le dépôt de bouses et le travail fouisseur des Insectes coprophages ont pour conséquence de :

— doubler la quantité d'azote dans les trois horizons ;

— multiplier par vingt la quantité de phosphore : augmentation immédiate et spectaculaire qui diminue dès le début de la saison des pluies ;

— multiplier par un facteur 1,30 la somme des bases échangeables dans les trois horizons en saison sèche.

L'un des phénomènes sans doute les plus remarquables mis en évidence à travers ces analyses est le maintien du taux de saturation à des valeurs élevées jusqu'à la fin de la saison des pluies, c'est-à-dire tout au long de la période utile de la croissance de la végétation. Ce maintien résulte à la fois de la libération de cations dans le sol sous l'effet de l'hydrolyse des minéraux et des apports par les bouses, ainsi que de l'augmentation des substrats d'échange (matière organique des bouses et matières organiques dues à la décomposition de la végétation elle-même).

L'absence d'argiles en quantités suffisantes et d'humus stable dans le profil ne permet pas le maintien de cette situation au-delà de cette période de l'année et la richesse du sol devra attendre d'être rehaussée par de nouvelles introductions de bouses au cours de la saison sèche suivante.

Pour mieux contrôler les divers paramètres, une deuxième expérience a été réalisée à l'aide de jarres enfoncées dans le sol. Des analyses pédologiques ont été effectuées à trois profondeurs (5, 15 et 40 cm) sur trois lots (lot témoin sans bouse, lot avec bouse sans Insectes, lot avec bouse plus Insectes) et aux différentes saisons. Le dépôt de bouses ne modifie pas sensiblement la composition chimique du sol si celles-ci ne sont pas enfouies par les Insectes coprophages. En revanche, l'activité de ces derniers entraîne des augmentations notables de la teneur du sol en :

— carbone organique (multiplié par deux) ;

— azote (multiplié par trois) ;

— bases échangeables (multiplié par deux) ;

— acides humiques (seuls décelables en présence d'Insectes).

Par suite, sans la présence de ces Insectes, les bouses de zébu se dessèchent très rapidement et l'amendement organique potentiel que constitue leur apport est alors perdu.

Le fait qu'après la culture du mil, la composition chimique du sol retrouve un état proche de celle du lot témoin montre que les éléments de la matière organique introduite sont donc fondamentalement minéralisés puis, pour partie, utilisés par le mil et pour partie lessivés. (Il serait important de reproduire des expériences du type de celles-ci afin d'établir le bilan du lessivage et de l'utilisation de ces éléments par les plantes).

Du point de vue économique et de la pratique agricole, cet apport en matière organique reçoit donc une considérable valeur ajoutée par l'intermédiaire des Coprophages puisque le cultivateur ne laboure jamais et n'enfouit pas les bouses de zébu. Dans la mesure où il est indispensable de renouveler, chaque année, cette réserve de matière organique pour permettre un renouvellement des cultures, les Insectes Scarabaeidae constituent de très précieux auxiliaires pour l'homme.

Pour visualiser l'impact de l'activité des Insectes sur la culture et la croissance du mil, l'auteur a semé du mil dans les jarres après la première pluie permettant le semis (mi-juin). Les observations et leur enregistrement photographique ont été effectués à la levée du mil et à l'épiaison.

L'incorporation des bouses par les Insectes coprophages double la croissance du mil dès sa levée. Dans les sols amendés activement par les Insectes coprophages, les plants de mil arrivent à maturité avec des épis très charnus. Toutes les qualités morphologiques et physiologiques du mil sont nettement supérieures à celles du mil obtenu dans les jarres témoins ne contenant pas de bouses ou celles ayant reçu des bouses sans intervention d'Insectes.

En conclusion, l'auteur montre que la présence des Scarabaeidae coprophages s'avère un élément indispensable à l'équilibre de l'écosystème sahélien. Il préconise quelques conseils pour maintenir l'association agriculture-élevage au Sahel ;

— sensibilisation des populations ;

— gestion du cheptel ;

— emploi judicieux des pesticides en zones sahélienne ;

— production en masse et introduction d'Insectes coprophages.

CHAPITRE VII : RÔLE DES SCARABAEOIDEA DANS L'ENFOUISSEMENT DES EXCRÉMENTS DE ZÉBU

Il existe une relation entre la production de mil et la charge en bovidés de ces champs où l'on cultive le mil. Cette corrélation positive n'est rendue possible que par l'existence des Coprophages. Les fèces de bovidés servent de lien entre la cavité digestive du ruminant peuplée de microorganismes (bactéries, champignons, protozoaires) et le sol. Les Scarabaeoidea permettent l'enfouissement de cette matière organique comme de toute cette vie microbienne primordiale pour la vie des sols. Les engrais chimiques employés de plus en plus en zones tropicales semi-arides n'apportent ni matière organique, ni vie microbienne. C'est pour ces deux raisons que le seul apport d'engrais chimique en zone semi-aride aboutit en quelques années à un appauvrissement des sols et à une baisse de rendement. Les engrais chimiques au Sahel doivent impérativement être associés à une fertilisation organique (fumiers, compost, engrais verts...) enfouis mécaniquement. Le travail mécanique est assuré dans cette étude par ces auxiliaires discrets étudiés dans ce travail.

La quantité de matière stercorale enfouie par les Scarabaeoidea coprophages sur les futurs champs de mil a été évaluée à 600 kg/ha/an.

CHAPITRE VIII : IDENTIFICATION DES SUBSTANCES AZOTÉES D'EXCRÉTION-DIGESTION. RÔLES POSSIBLES

L'analyse des acides aminés des bouses de zébu, du nid et de la coque nymphale de trois espèces de bousiers (*O. alexis, O. gazella* et *E. intermedius*) a permis de suivre le devenir d'une partie de la matière organique à partir du dépôt d'une bouse. L'augmentation des teneurs en acides aminés totaux de la coque nymphale par rapport à celles du nid traduisent l'utilisation de l'azote organique de la bouse par des microorganismes symbiotes (bactéries, levures, protozoaires) des stades immatures de ces Insectes coprophages. Les acides aminés ainsi synthétisés sont, pour partie, utilisés par la larve et, pour partie, concentrés dans les produits d'excrétion-digestion de celle-ci.

A ces acides aminés sont vraisemblablement associés au sein de la coque, des substances chimiques protectrices pour la larve et la nymphe. Ces substances allélochimiques de nature probablement protéinique seraient ainsi produites par les microorganismes symbiotiques du tube digestif des larves et émises par le fluide régurgité par la bouche et (ou) par les excréments de la larve.

Les stades immatures (larves et nymphes) pourraient, en outre, émettre des substances protectrices par l'intermédiaire de glandes spécialisées dans cette fonction.

* * *

En conclusion, il apparaît donc au total indispensable de maintenir l'association agriculture-élevage au Sahel. Les éleveurs doivent continuer à faire paître, en saison sèche, leurs troupeaux de zébu sur les futurs champs où sera cultivé le mil en saison des pluies. Les pratiques actuelles destinées à sédentariser les nomades paraissent néfastes à la survie du Sahel. En pratique, il paraît souhaitable que les éleveurs Peuls continuent à perpétuer le semi-nomadisme.

Fabrice DESSAINT. — **Étude par analyses statistiques multivariables de l'influence de la charge métallique des sédiments sur le peuplement benthique marin.** Thèse de 3ème cycle soutenue à l'Université de LILLE I le 9 janvier 1987. JURY : MM. M. PORCHET, S. FRONTIER, A. RICHARD, M. WARTEL et G. BELLAN.

Si l'impact de la pollution organique sur les communautés benthiques est aujourd'hui relativement bien connu, on ignore encore dans une large mesure l'action que peut avoir la charge en métaux des sédiments sur les peuplements. Cette connaissance se réduit d'autant plus que l'on s'intéresse non pas à des gradients importants, mais plutôt à une charge métallique de faible intensité et diffuse.

Ce travail a pour objet l'étude des modifications qualitatives et quantitatives d'une communauté lorsque la charge en métaux augmente, en l'absence de tout autre type de pollution, au sein d'une unité biosédimentaire homogène : la

communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis*.

Le **chapitre 1** précise la nature des problèmes abordés ainsi que la stratégie d'approche utilisée. Partant de l'analyse de données antérieures concernant la pollution métallique des sédiments superficiels du littoral nord de la France, deux zones ont été définies et six métaux (Cd, Co, Cu, Fe, Ni, Pb) retenus. La stratégie d'échantillonnage adoptée a ensuite consisté à isoler au sein de ces deux zones une même unité biosédimentaire : la communauté à *Ophelia borealis*, afin d'éliminer tout ou partie de la variabilité due au sédiment. Cette dernière a été choisie de façon à réaliser un gradient côte-large.

De la même façon, afin de diminuer la variabilité liée à l'évolution temporelle des peuplements, une seule campagne a été réalisée en juillet 1984, à une période de l'année où le peuplement est bien installé.

Le **chapitre 2** est consacré à la présentation du milieu et à la description de la communauté

Le **chapitre 3** traite des problèmes méthodologiques liés à l'échantillonnage et aux techniques statistiques utilisées pour l'exploitation des données.

84 stations ont ainsi été échantillonnées «quasi-simultanément» selon un plan d'échantillonnage emboîté.

Chaque station est décrite selon trois modalités : sa composition faunistique, la granulométrie et la teneur en métaux de son sédiment. Les données biologiques sont obtenues après tamisage, fixation et détermination spécifique de 4 prélèvements, d'un dixième de mètre carré, réalisés à la benne Smith Mac Intyre. Les données granulométriques correspondent à des pourcentages pondéraux obtenus par tamisage à sec sur une colonne de 18 tamis (norme AFNOR) d'un échantillon de sédiment. Enfin, chacun des six métaux a été dosé sur la fraction fine (inférieure à 0,063 mm) du sédiment.

L'exploitation des données est réalisée à partir de l'utlisation de modèles mathématiques (indice de diversité, de régularité, Diagrammes Rangs-Fréquences) complétée par un traitement à partir d'ordination en espace réduit (Analyses factorielles des correspondances, Analyse en Composantes Principales, Analyse des Correspondances Multiples, Analyses en Coordonnées Principales) et de groupements (coefficient de similarité de GOWER).

Dans le **chapitre 4**, on a procédé à l'analyse de données mésologiques : granulométrie et teneurs en métaux du sédiment

Après avoir rappelé quelques définitions concernant les métaux, leurs origines, leurs modes de fixation sur les particules et leur devenir, une cartographie des teneurs a été réalisée pour chacun des métaux. L'ensemble des données a ensuite fait l'objet d'un traitement statistique multivariable. De cette analyse il ressort :

— l'absence d'un véritable phénomène de pollution pour quatre des six métaux étudiés (Cd, Cu, Fe, Co) et la présence pour environ 1/4 de stations d'une surcharge en Pb et en Ni ;

— l'existence d'une répartition en mosaïque de la charge métallique ne se traduisant, à notre échelle d'observation, par aucune cohérence spatiale ;

— l'existence d'un apport diffus et généralisé se traduisant par des teneurs faibles, et par des corrélations positives entre les différents métaux ;

— la définition de trois niveaux de charge globale en métaux.

Par ailleurs, l'analyse des données granulométriques conduit à isoler, au sein de cette unité homogène, trois types sédimentaires plus ou moins bien liés aux conditions hydrodynamiques.

Le **chapitre 5** a pour objectif essentiel de définir : (1) la terminologie utilisée dans le chapitre suivant ; (2) une stratification de l'ensemble des stations vis-à-vis de la granulométrie et de la charge en métaux des sédiments (trois classes de charge métallique recoupant trois types sédimentaires).

Le **chapitre 6** intéresse l'analyse des résultats faunistiques. Celle-ci a été abordée selon deux approches différentes complémentaires : d'une part une approche globale où l'on observe les modifications qualitatives et/ou quantitatives de la communauté dans son ensemble lorsque la charge en métaux augmente ; d'autre part, une approche plus fine où l'on élimine l'action parasite de la granulométrie en étudiant les modifications faunistiques au sein de différentes strates considérées comme homogènes vis-à-vis de la charge métallique et du type sédimentaire.

La première approche démontre que les modifications subies par la communauté sont surtout d'ordre quantitatives. En effet, les teneurs en métaux sont assez faibles pour ne pas entraîner de changement de biocénose. En revanche, les rapports quantitatifs d'abondance entre les espèces sont modifiés. Il apparaît alors que la communauté comprend deux groupes principaux d'espèces :

— un premier groupe défini comme le «noyau de la communauté» et formé d'espèces indifférentes aux variations de la texture sédimentaire et relativement tolérantes aux charges moyennes. Ce groupe ne s'altère en partie que pour le niveau de charge maximale ;

— un second groupe composé d'espèces réagissant qualitativement et quantitativement aux variations des conditions physico-chimiques du milieu : sous charge métallique faible, il est à l'origine de la division de la communauté en trois faciès, sous charge moyenne et forte il se différencie en sous-groupes d'espèces à polluosensibilité différente.

La seconde approche confirme et affine ces résultats :

— sous charge métallique faible, le facteur de répartition d'une majorité d'espèces reste la granulométrie ;

— sous charge moyenne, les peuplements des différents faciès tendent à évoluer vers un peuplement unique intégrant des espèces du «noyau» et des espèces opportunistes ;

— sous charge «importante» deux types d'évolution se dessinent suivant que le peuplement est soumis ou non à un envasement : retour au peuplement type ou apparition d'un peuplement différent.

La **conclusion** reprend les résultats et des éléments de discussion des différents chapitres pour proposer ensuite un schéma d'évolution de la communauté lorsque la charge en métaux des sédiments augmente :

— stade 1 : La biocénose et riche en individus et en espèces liées pour la majorité à la texture du sédiment. La diversité spécifique est importante

— stade 2 : Un déséquilibre léger entraîne une régression des espèces les plus étroitement liées aux conditions du milieu. Parallèlement à ce phénomène, on assiste à la prolifération d'espèces accompagnatrices plus tolérantes.

— stade 3 : Deux types d'évolution peuvent alors être distigués suivant que le peuplement est lié ou non à un envasement : (1) retour partiel aux peuplements initaux rencontrés au stade 1 ; (2) augmentation de la régression des espèces caractéristiques du peuplement initial avec corrélati-

vement une multiplication d'espèces opportunistes à large tolérance granulométrique

Marie-Christine EYBERT. — **Dynamique évolutive des Passereaux des Landes Armoricaines - Cas particulier : Étude d'une population de Linotte mélodieuse** *Acanthis cannabina*. Thèse de Doctorat d'État, Université de Renne I, 13 décembre 1985. JURY : MM. LEFEUVRE, BLONDEL, DORST, FROCHOT, Mme GAUTHIER, M. TREHEN.

Des travaux variés sur l'écologie des Passereaux se sont développés depuis de nombreuses décennies à l'étranger tout d'abord : Finlande, Grande-Bretagne, États-Unis..., puis, à partir de 1960, en France, sous l'impulsion de FERRY

La plupart des auteurs, dont notamment ceux de l'école «MacArthurienne» ont travaillé sur des biotopes vastes et relativement homogènes pour dégager des théories et modèles sur la structuration et la dynamique évolutive des communautés d'oiseaux.

Ce n'est que plus récemment que des milieux plus fragmentés ou de transition : haies, bosquets, landes... ont été abordés et ont donné naissance à la notion d'écologie du paysage ou «landscape ecology».

Les landes qui apparaissent comme un compartiment très caractéristique de la mosaïque du paysage, sont très largement répandues depuis la Bretagne intérieure jusqu'à la zone littorale

Ce type de paysage a retenu l'attention de la D.G.R.S.T. qui a permis le développement de recherches à partir de 1972 dans le cadre du G.E.L.A. puis ultérieurement, de l'E.R.A 798 devenue U.A. 696 au C.N R.S.

1 — COMPOSITION ET STRUCTURE DES PEUPLEMENTS D'OISEAUX DES LANDES ARMORICAINES

La composition et la structure des peuplements d'oiseaux ont été étudiées dans 10 stations de landes Armoricaines depuis les zones littorales jusqu'à la haute et basse Bretagne intérieure. Ce travail a été abordé par le double biais d'une étude synchronique et diachronique (recolonisation après incendie).

● *Étude synchronique*

Il apparaît clairement que les peuplements d'oiseaux offrent une certaine dynamique dont le moteur est représenté par la végétation en fonction de la diminution de la structure et/ou de l'hétérogénéité horizontale et de l'augmentation corrélative de celle verticale

Les deux termes de l'évolution de la lande sont représentés par les landes rases d'une part, qui impriment une forte structure horizontale et, par les landes évoluées où les végétaux ligneux sont significatifs d'une forte structure verticale.

Grâce à l'A.F.C., nous avons pu mettre en évidence les composantes du déterminisme de l'avifaune des landes.

— La première, très active, liée à la structure verticale et à l'indice de densité du peuplement ligneux.

— La seconde individualise la lande et peut être interprétée en terme très général d'indice d'hétérogénéité du groupement à *Ulex europaeus*.

— La troisième correspond à un gradient thermique et isole la haute Bretagne de la basse Bretagne et les landes littorales nord et sud.

Ainsi, le facteur 1 de l'A.F.C. exprime l'évolution temporelle du système végétal et la complexification croissante de la structure ; 6 stades ont ainsi pû être définis sur cet axe.

Chaque étape s'accompagne (1) d'une augmentation régulière de la richesse moyenne des peuplements, (2) de la densité totale et (3) d'une croissance irrégulière de la diversité.

A partir de l'A.F.C., a été utilisée une technique de classification hiérarchique qui nous a permis d'individualiser 6 groupes d'espèces parmi les 40 peuplant la succession de la lande.

Les densités d'oiseaux particulièrement élevées dans les formations évoluées sont dues à la séparation chez la majorité des espèces peuplant ces stades, du territoire de reproduction et du domaine vital d'alimentation éloigné de la lande. Les processus compétitifs seraient ainsi minimisés.

● *Étude diachronique*

En période de reproduction

Elle nous a permis de compléter les résultats précédents et de calculer ainsi, avec précision, la vitesse de renouvellement des peuplements d'oiseaux.

L'A.F.C. pratiquée sur les résultats collectés jusqu'à 19 ans après l'incendie, montrent clairement la convergence avec l'étude synchronique et la restauration très rapide du peuplement d'oiseaux

L'augmentation irrégulière de la diversité témoigne de l'existence de facteurs de blocage et de l'influence de «patterns» en mosaïque. Les formations denses d'Ajonc d'Europe constituent une nappe homogène bloquant momentanément l'évolution du peuplement d'oiseaux mais l'accélération de la vitesse de renouvellement de celui-ci, à partir de 16 ans, est une manifestation de la sortie de cette phase de blocage.

En période internuptiale

Grâce à une méthodologie particulière, 2 cycles annuels de deux stades de recolonisation (5-7 ans et 17-19 ans) par l'avifaune d'une lande incendiée ont pu être comparés

Les résultats s'inscrivent dans une dynamique successionnelle qui met en évidence dans les stades plus âgés (1) une densité totale annuelle plus élevée (3) une richesse moyenne plus forte en période strictement hivernale et prénuptiale, (3) une réduction de la période de densité minimale hivernale, (4) une possibilité d'accueil plus faible des oiseaux en migration.

Il apparaît en outre, que les processus de structuration des communautés hivernales seraient largement liés aux facteurs de compétition interspécifique.

Au terme de cette première partie, notre démarche a donc été d'intervenir au niveau d'une espèce représentative du peuplement des oiseaux des landes et, plus précisément, au niveau d'une population.

II — ÉTUDE D'UNE POPULATION DE LINOTTE MÉLODIEUSE

Les fluctuations annuelles d'une population nicheuse de Linotte mélodieuse ont été étudiées sur 7 saisons de reproduction.

Si les conditions climatiques restent stables et que le milieu ne subit pas de grandes transformations, les paramètres de fécondité : taille de ponte, nichée à l'éclosion et à l'envol, diffèrent peu d'une année sur l'autre.

Des perturbations ont affecté l'environnement immédiat du secteur d'étude :

— Un important incendie, en 1976, qui a détruit l'ensemble des landes environnantes tout en sauvegardant notre secteur d'observation.

— Un remembrement des zones périphériques agricoles de la zone expérimentale, en 1981.

Le suivi des périodes des stabilité et de celles ayant subi des perturbations, nous ont permis de mettre en évidence les principaux facteurs qui contrôlent la reproduction et qui peuvent être classés en 2 catégories :

1 — Les facteurs indépendant de la densité : facteurs climatiques qui agissent indirectement sur la quantité de nourriture disponible et, directement, sur la reproduction, par le biais de la date de démarrage des pontes et du taux de réussite des couvées

2 — Les facteurs dépendant de la densité avec (1) la compétition intraspécifique par le biais du comportement territorial qui diminue graduellement depuis la construction du nid jusqu'à l'envol des jeunes, et (2) la prédation qui constitue le principal facteur de mortalité des oeufs et des jeunes au nid et qui s'exerce préférentiellement sur les jeunes de 1ère couvée, en augmentant significativement en fonction de la densité, avant le remembrement.

Cette étude de dynamique de population a été affinée par l'utilisation du modèle de LESLIE qui nous a permis de faire le bilan des paramètres biologiques caractéristiques de la population de Linottes et de montrer qu'une fraction non reproductrice de subadultes et d'adultes serait cependant susceptible de se reproduire en fonction des conditions locales

Durant la période de reproduction, les Linottes partagent essentiellement leurs activités entre la nidification (sur la lande) et l'alimentation (sur les zones périphériques). La répartition du temps passée à chaque type d'activité, diffère grandement entre le mâle et la femelle jusqu'à la période de nourrissage des jeunes où elle se resynchronise.

Les ressources alimentaires de la population nicheuse sont préférentiellement recherchées dans les friches et plus tard en saison, dans les cultures de Colza. Deux types de stratégie alimentaire sont ainsi adaptés à ces ressources :

— Un espacement très marqué des individus dans les friches.

— Un grégarisme alimentaire dans les cultures de Colza.

L'exploitation des friches ne se fait pas au hasard et nous constatons pour un même couple une fidélité à un même secteur trophique pendant toute la durée de reproduction. En revanche, la production des graines de Colza concentrée dans l'espace et dans le temps, est telle que l'exploitation massive grégaire peut exister tout en conservant l'utilisation des zones de friches en appoint. Ainsi, au fil des mois, le passage du comportement «territorial» au comportement «grégaire» s'explique en terme de perennité et d'imprévisibilité alimentaire et facilite l'exploitation optimale du milieu.

A la sortie du nid, les jeunes exploitent les secteurs les plus proches des nids délaissés jusque là par les adultes.

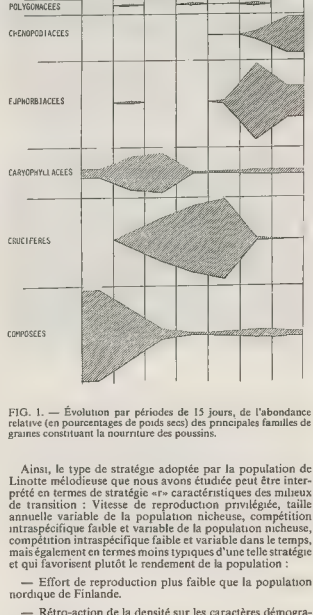


FIG. 1. — Évolution par périodes de 15 jours, de l'abondance relative (en pourcentages de pouds secs) des principales familles de graines constituant la nourriture des poussins.

Ainsi, le type de stratégie adoptée par la population de Linotte mélodieuse que nous avons étudiée peut être interprété en termes de stratégie «r» caractéristiques des milieux de transition : Vitesse de reproduction privilégiée, taille annuelle variable de la population nicheuse, compétition intraspécifique faible et variable de la population nicheuse, compétition intraspécifique faible et variable dans le temps, mais également en termes moins typiques d'une telle stratégie et qui favorisent plutôt le rendement de la population :

— Effort de reproduction plus faible que la population nordique de Finlande.

— Rétro-action de la densité sur les caractères démographiques.

— Efficacité de l'occupation de l'espace qui allie l'exploitation individuelle des secteurs trophiques et grégaire des zones de culture

Ceci nous a amené tout naturellement, à préciser dans le dernier point le régime alimentaire des poussins et ses implications possibles dans la dynamique de population.

L'étude du régime alimentaire des poussins de Linotte

mélodieuse s'est appuyée sur plusieurs méthodes : récoltes des becquées, contenus des tubes digestifs mais surtout analyse des sacs fécaux. L'évolution du régime par quinzaine, selon cette dernière méthode, est reportée dans la figure 1.

Au cours du printemps, 38 espèces de graines dont la taille normale est toujours supérieure à 0.5 mm et celle maximale inférieure à 3.5 mm, sont offertes par les parents aux jeunes Linottes.

Cependant les adultes prélèvent pour les jeunes des graines dont la taille est incluse dans un cadre de spécialisation ($0.5 < L < 1.8$ mm ; $0.4 < l < 0.75$ mm) et dont la perennité au cours de la période de nourrissage, est supérieure à celles de graines exclues de ce cadre.

Les proies animales sont limitées en nombre, et données presque exclusivement, les sept premiers jours.

Le facteur de sélection des graines varie avec l'âge, des poussins qui sont nourris avec des graines d'autant plus grandes qu'ils sont jeunes.

Même si les jeunes Linottes ont un régime très spécialisé selon les périodes, les adultes sont capables de sortir du cadre de spécialisation pour exploiter avec opportunité, des graines «profitables» comme *Euphorbia helioscopa, Brassica napus* ou *Taraxacum officinalis* soit en résumé, des graines grosses et abondantes.

ANALYSES D'OUVRAGES

François RAMADE. — **Les catastrophes écologiques.** Mac Graw Hill éditeur. Un volume V + 318 pages paru en 1986. Broché. ISBN : 2-7042-1142-6.

Ce nouveau livre de F. RAMADE constitue la première synthèse sur l'ensemble des phénomènes-évènements brutaux et intenses ou processus progressifs mais de grande ampleur — qui altèrent les conditions de la vie sur la terre.

Après avoir discuté de ce qu'il faut entendre par catastrophe écologique et mis en évidence l'accroissement de la fréquence de ces catastrophes, l'auteur consacre un important chapitre à l'explosion démographique. En effet, bien des phénomènes naturels ne deviennent des catastrophes qu'en raison du trop fort peuplement de certains espaces fragiles, en particulier dans les pays en voie de développement. Il s'ensuit de là un plaidoyer pour une stabilisation aussi rapide que possible de la population mondiale, ce qui soulève bien des problèmes d'ordre culturel.

L'auteur traite ensuite des catastrophes géophysiques, de la déforestation et de ses conséquences, de la désertification et des pollutions globales. Comme dans tous ses ouvrages, F. RAMADE apporte une documentation considérable : tableaux statistiques, graphiques et cartes constituent une mine de renseignements intéressants.

Un dernier chapitre est consacré à «L'ultime catastrophe, la menace nucléaire» ; il fournit de nombreuses données sur les risques liés aux usages civils de l'atome, puis présente les conséquences prévisibles d'une guerre nucléaire

L'ouvrage s'achève par une bibliographie de plus de 400 références et par deux index (matières et taxons).

Un tel livre n'encourage pas l'optimisme, quand on voit les risques encourus, le plus souvent de la faute même des hommes. C'est évidemment un problème fondamentalement d'ordre éthique qui est soulevé : quel avenir l'homme veut-il pour l'homme ?

F. RAMADE ne propose pas de réponse : il a pour seule ambition d'avertir, à l'aide de données présentées avec toute l'objectivité voulue, même s'il laisse percer son angoisse et ses colères. Ici et là, des phrases incisives condamnent des comportements jouant un rôle dans l'augmentation des risques, par exemple dans les pages consacrées au thème «Réduction de la natalité, émancipation de la Femme et développement».

D'abord document, ce livre devient ainsi avertissement courageux, qui oblige à regarder les choses en face. En cela, il est malgré tout porteur d'optimisme.

P. BLANDIN

H. WALTER, S.W. BRECKLE. — **Ecological systems of the geobiosphere.** vol. 2. **Tropical and subtropical zonobiomes.** Un volume relié XIV + 465 pages, paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix : 184 DM. ISBN : 3-540-13793-9.

Le premier volume de cette série (qui doit renfermer quatre tomes) était consacré à une vue d'ensemble de la géobiosphère (Ecological principles in global perspective). Ce deuxième volume traite des écosystèmes des régions tropicales et subtropicales. C'est une très bonne mise au point. Pour chaque région on trouve une étude approfondie des conditions climatiques et pédologiques ; puis viennent des données sur les formations végétales, l'écophysiologie des espèces les plus remarquables, sur la production primaire, sur les cycles biogéochimiques. Les renseignements sur les organismes animaux sont présents mais parfois un peu sommaires et auraient mérité d'être plus développés. Cet ouvrage abondamment illustré de photos, schémas et graphiques, pourvu de nombreuses données numériques, est une source de documentation très utile à tous ceux qui s'intéressent à l'écologie et à la biogéographie des régions tropicales et subtropicales.

R. DAJOZ

P. CALOW (éditeur). — **Evolutionnary physiological ecology.** Un volume relié 239 pages paru en 1987. Cambridge University Press. Prix : 22,5 £. ISBN : 0-521-32058-5.

La physiologie écologique est définie comme l'étude des moyens par lesquels les caractéristiques physiologiques des organismes se sont diversifiées pour assurer l'adaptation au milieu dans lequel ils vivent. La prise en compte de l'évolution des espèces est donc indispensable dans ce genre de recherches. Dans ce livre divers auteurs traitent d'un certain nombre d'exemples choisis parmi des organismes très variés allant des procaryotes aux eucaryotes et des autotrophes aux hétérotrophes.

R. DAJOZ

H.A. MOONEY, J.A. DRAKE (éditeurs). — **Ecology of biological invasions of North America and Hawaii.** Ecological studies n°59. Un volume relié XVII + 321 pages paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix : 148 DM. ISBN : 0-37-96289-1.

Ce livre résulte d'un colloque qui s'est tenu en octobre 1984. Il est consacré à l'écologie des organismes qui ont envahi l'Amérique du Nord et les îles Hawaï où les introduc-

tions accidentelles ou volontaires sont nombreuses. Les espèces végétales introduites forment déjà près de 50 % de la flore de la côte de la Californie et, dans le sud de la Floride, 15 à 25 % des animaux et des végétaux sont aussi des espèces introduites. Les organismes qui sont introduits et qui réussissent à s'installer dans des régions nouvelles représentent de véritables expériences écologiques en grandeur naturelle dont l'analyse peut être fort intéressante. C'est ce qui est réalisé dans cet ouvrage, fruit de la collaboration de 20 auteurs. La première partie traite des diverses caractéristiques biogéographiques des espèces d'insectes, de poissons et de plantes de parasites et d'agents pathogènes introduits. La deuxième partie présente les attributs des envahisseurs animaux et végétaux ; la troisième partie est consacrée aux caractéristiques des milieux les plus favorables aux invasions ; la quatrième partie est un essai de modélisation du phénomène d'invasion et la cinquième partie analyse en détail quelques cas particuliers. Le dernier chapitre est consacré au contrôle des espèces introduites

Quelques idées se dégagent de ces contributions. Le succès d'une introduction dans le cas des poissons d'eau douce est d'autant plus grand que la biocénose dans laquelle ils s'installent est plus pauvre ; pour les plantes c'est la ressemblance du climat et des sols de la région d'accueil qui intervient le plus. Les milieux perturbés sont les plus favorables aux invasions Les espèces introduites peuvent modifier fortement la structure des communautés naturelles comme on a pu le constater en Californie après l'arrivée de nombreuses plantes et insectes, et surtout dans les milieux ouverts. Bien d'autres idées intéressantes se trouvent dans ce livre que l'on consultera avec profit ; il est souhaitable que ce type de recherche continue

R. DAJOZ

R. HEPBURN. — **Honeybee and wax**. Un volume XII + 205 pages paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix (relié) : 98 DM. ISBN : 3-540-16918-0.

Cet ouvrage est une compilation qui réunit tout ce que l'on sait sur la cire des abeilles : structures productrices et mode de formation, composition chimique, utilisations très diverses de la cire par les abeilles, en particulier construction des rayons et des cellules, facteurs qui stimulent la production de la cire. Cette mise au point très moderne complétera utilement les ouvrages classiques sur la biologie de l'abeille.

R. DAJOZ

D.D. WILLIAMS. — **The ecology of temporary waters**. Un volume 305 pages paru en 1987. Croom Helm éditeur, Londres. Prix (relié) : 22,5 £.

Ce petit livre présente quelques aspects de la biologie et de l'écologie des organismes qui peuplent un milieu original et peu souvent abordé : les eaux temporaires. L'auteur insiste en particulier sur les caractéristiques physico-chimiques de ces milieux, sur les processus de colonisation, sur les adaptations des organismes qui s'y rencontrent. Les aspects appliqués ne sont pas oubliés, comme par exemple le rôle des eaux temporaires comme réservoirs d'insectes piqueurs vecteurs de maladies parasitaires, ou bien l'utilisation des étangs temporaires comme lieux de pisciculture.

R. DAJOZ

J.F. NOBLET. — **Les Chauves-souris**. Préface de A. BROSSET. Collection «Comment vivent-ils ?». Un volume 24 pages, paru en 1987. Editions Patot, Lausanne. Prix : 89 francs.

C. NEET. — **Les araignées**. Préface de R. DARCHEN. Collection «Comment vivent-ils ?». Un volume 64 pages, paru en 1987. Editions Payot, Lausanne. Prix : 64 francs.

Voici deux excellents petits livres de vulgarisation, bien présentés, bien illustrés et bien à jour. Le livre consacré aux chauves-souris, après une présentation des points les plus remarquables de la morphologie de ces animaux, expose la bilogie d'une certain nombre d'espèces de la faune européenne. L'auteur insiste sur le fait que beaucoup d'espèces sont menacées. Il en expose les raisons et propose des remèdes simples

Le volume consacré aux araignées commence par un exposé assez détaillé de la morphologie de ces animaux en insistant sur les organes les plus remarquables tels que les organes sensoriels, les filières et les glandes séricigènes. Puis il présente les divers modes de chasse, la diversité des types de toiles est enfin le rôle des araignées comme prédateurs. Un aspect original est l'établissement d'une clé de détermination des principales familles d'araignées d'après l'aspect de la toile ou d'après des caractères faciles à apprécier pour les araignées qui ne tissent pas de toile.

R. DAJOZ

I. VEGH. — **Champignons des arbres et arbustes d'ornement.** — Volume 121 pages paru en 1987. Editions de l'INRA, Versailles. Prix : 155 francs.

Peu d'études ont été effectuées en France sur les champignons en tant qu'agents pathogènes pour les arbres. Cet ouvrage a pour but de permettre la détermination des champignons qui vivent en parasites sur divers arbres grâce à 247 photos en couleurs, en grande partie originales. Une courte bibliographie d'orientation est fournie.

R. DAJOZ

Annual review of phytopathology. — Volume 25 paru en 1987. Un volume 460 pages. Prix (relié) : 34 dollars. Annual Review Inc. éditeur, Palo Alto, Californie.

Dans ce volume plusieurs articles pourront intéresser les lecteurs du Bulletin d'Ecologie. Nous citerons les suivants :

— Evolving concepts of biological control of plant pathogens.

— Ecology and pathology of anastomosis and intraspecific groups of Rhizoctonia solani.

— Interactions among root-knot Nematodes and Fusarium wild fungi on host plants.

— Beetle transmission of plant viruses.

— Salt tolerance and crop production — a comprehensive approach. Interactions of deleterious and beneficial effect rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices.

— Epidemiology of aflatoxin formation by *Aspergillus flavus*.

— The biology of *Phytophthora cinnamoni* in Australasian forests

R. DAJOZ

J. HORWOOD. — **The Sei whale : population biology, ecology and management.** Un volume XII + 375 pages paru en 1987. Croom Helm éditeur, Londres . Prix (relié) : 29,5 £. ISBN : 0-7099-4786-0.

La baleine *Balaenoptera borealis* ou sei whale est la troisième espèce de baleine par ordre de grandeur et elle se rencontre dans tous les océans ; elle est chassée depuis le milieu du XIXe siècle. Ce livre qui se présente comme une monographie très complète de ce Cétacé traite en particulier de la biologie des populations, de l'écologie, de la reproduction. Toutes ces données devraient servir à l'établissement de plans de chasse raisonnables et éviter l'extinction de l'espèce.

R. DAJOZ

H. SOMA (éditeur). — **The biology and management of Capricornis and related mountain antelopes.** Un volume XII + 391 pages, paru en 1987. Croom Helm éditeur, Londres. Prix (relié) : 49,5 £. ISBN : 0-7099-4458-6.

Parmi les Ruminants,la tribu des Rupicaprini renferme des espèces montagnardes comme le chamois (*Rupicapra*) des Alpes et des Pyrénées, les gazelles mongoles et tibétaines du genre *Procapra*, le goral de Chine *Nemorhaedus cranbrooki*, le serow japonais *Capricornis crispus*, etc. Beaucoup de ces animaux sont devenus rares et menacés, et placés sur les listes d'espèces protégées. Dans cet ouvrage sont regroupées des données sur la biologie et l'écologie de ces diverses espèces et en particulier du *Capricornis* japonais. Les données obtenues en élevage dans les zoos sont largement prises en compte. Par l'importance des données réunies cet ouvrage intéressera les spécialistes des Mammifères et aussi tous ceux qui se préoccupent de la protection des espèces menacées.

R. DAJOZ

B.B. RICHARDS. — **The microbiology of terrestrial ecosystems.** Un volume XVI + 400 pages, paru en 1987. Longman éditeur, Londres. Prix 17,95 £. ISBN : 0-582-45022-5

Cet ouvrage est essentiellement consacré à l'analyse du rôle des microorganismes du sol (bactéries et champignons) et à leurs interactions avec les végétaux dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Partant du fait que beaucoup d'ouvrages d'écologie négligent le rôle de ces microorganismes, l'auteur insiste sur le rôle des bactéries et des champignons dans le maintien de la fertilité et de la stabilité des écosystèmes. Tous les aspects de ces interactions sont traités de façon très claire et bien illustrés. Le sommaire de l'ouvrage est le suivant :

1. Introduction : le sol comme écosystème. 2. Sources d'énergie et d'éléments minéraux dans le sol. 3. Successions et interactions entre organismes. 4. Cycle du carbone et flux d'énergie. 5. Cycles des éléments minéraux. 6. Microbiologie de la rhizosphère. 7. Les mycorrhizes. 8. Les nodules racinaires et la fixation de l'azote.

R DAJOZ

M. FLETCHER, T.R. GRAY, J.G. JONES (éditeurs). — **Ecology of microbial communities.** Un volume X + 440 pages, paru en 1987. Cambridge University Press. Prix (relié) : 40 £. ISBN : 0-521-33106-4

Dans cet ouvrage, qui est issu d'un colloque, sont analysées des communautés microbiennes se trouvant aussi bien en milieu terrestre qu'en milieu aquatique, et leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. Parmi les articles qui nous ont paru particulièrement originaux et intéressant citons :

— Biological control within microbial communities of the rhizosphere
— Genetic interactions and developmental versatility during establishment of decomposer Basidiomycetes in wood and tree litter.
— Interactions between invertebrates and microorganisms : noise or necessity for soil processes ?
— Bacterial utilization of organic matter in the sea.
— Bacterial production at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps : evidence for chemosynthetic primary production.

R. DAJOZ

M. BERNHARD, F.E. BRINCKMAN, P.J. SADLER (éditeurs). — **The importance of chemical «speciation» in environmental processes.** Un volume XI + 762 pages paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix (relié) : 248 DM. ISBN : 3-540-15362-4.

Cet ouvrage renferme une série d'études sur l'importance et le rôle des différentes «espèces» chimiques dans le milieu marin, le milieu terrestre et les eaux douces, ainsi que dans les milieux extrêmes soumis à de fortes pollutions. Il contient en outre de nombreux articles qui traitent des méthodes de détermination et de dosage des divers éléments dans le milieu.

R. DAJOZ

J.W. MOORE. — **The changing environment.** — Un volume 239 pages, paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix (relié) : 86 DM. ISVB ISBN : 0-387-96314-6.

Il s'agit d'une revue assez brève des principaux problèmes qui se posent aussi bien aux pays industrialisés qu'aux pays en voie de développement en raison de l'industrialisation rapide. Les domaines suivants sont traités : rejets de substances toxiques dans l'eau ; contamination des eaux souterraines ; rejets de substances toxiques dans l'air ; conséquences de l'emploi de combustibles fossiles ; l'énergie nucléaire ; les pluies acides. C'est un ouvrage bien à jour qui expose d'une façon claire les principaux problèmes posés par la pollution de notre environnement.

R. DAJOZ

P.R. KLEINDORFER, H.C. KUNREUTHER (éditeurs). **—Insuring and managing hazardous risks : from Seveso to Bhopal and beyond**. Un volume IX + 534 pages, paru en 1987. Springer éditeur, Berlin. Prix (relié) : 98 DM. ISBN : 3-540-17732-9.

Voici un livre d'actualité. Une conférence internationale s'est réunie en 1985 à Vienne pour discuter des problèmes qui se posent dans les environs des installations industrielles qui traitent des produits dangereux pour l'environnement. Le résultat en est cet ouvrage. La première partie présente les évènements qui se sont produits à Seveso, à Bhopal, dans la banlieue de Mexico et en analyse les conséquences. On trouve également dans cette première partie la présentation d'un certain nombre d'autres cas d'atteintes graves à l'environnement et leurs conséquences. Les autres parties du livre sont surtout consacrées à l'analyse des conséquences économiques et sociales des accidents survenus. En conclusion des propositions sont faites pour augmenter la sécurité des installations industrielles.

R. DAJOZ

K. BENIRSCHKE (éditeur). — **Primates. The road to self sustaining population**. Un volume XXIII + 1044 pages paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix (relié) : 198 DM. ISBN : 0-387-96270-0.

Cet épais volume est consacré aux Primates dont les populations de beaucoup d'espèces sont sérieusement menacées surtout par la destruction accélérée de leurs habitats. Leur survie dépend, pour une grande part, de leur reproduction dans des zoos spécialisés. Dans ce livre sont réunies les connaissances acquises sur les Primates dans la nature d'une part, et d'autre part dans les élevages en captivité. Ces données concernent surtout le comportement et la reproduction. On espère obtenir ainsi des populations suffisamment importantes des espèces menacées. Cet ouvrage sera utile à tous les spécialistes de la biologie des Primates.

R. DAJOZ

J. SILVERTOWN. — **Introduction to plant populations ecology**. Un volume 230 pages paru en 1987. Longman éditeur, Londres. Prix : 9,5 £. ISBN : 0-582-44701-1.

Il s'agit de la deuxième édition révisée d'ouvrage paru en 1982. L'écologie des populations végétales a beaucoup progressé et cet ouvrage offre une bonne synthèse des principaux thèmes de recherche actuels. Les thèmes traités sont les suivants : life, tables ; simple population models ; the regulation of plant populations ; the demography of plant populations ; clonal plants ; evolutionnary ecology ; interactions in mixtures of species ; coexistence and the niche.

R. DAJOZ

Alan A. BERRYMAN. — **Forests Insects : Principles and Practice of population Management**. Plenum publ. corp., N-Y, USA, 279 p., 1986).

Alan A. BERRYMAN, Professeur à l'Université de l'État de Washington à Puliman (U.S.A.), bien connu des entomologistes forestiers pour ses nombreux travaux sur les Coléoptères, Scolytidés et la dynamique des populations de ravageurs forstiers en général, et avant tout un esprit synthétique passionné par l'enseignement et la forêt. Aussi était-il bien placé pour rédiger un ouvrage sur le «pest management» forestier (terme qui n'a pas d'équivalent français et que l'on pourrait traduire par «gestion forestière tenant compte de la présence des ravageurs»). Cette notion ne peut être en effet bien perçue que si l'on considère les problèmes phytosanitaires de l'écosystème forestier, non pas du seul aspect de l'entomologie, mais d'un point de vue beaucoup plus général, en prenant en compte les relations liant la population d'insectes ravageurs à l'ensemble des autres composantes : physiologie de l'arbre, pathologie, sylviculture, climatologie, pédologie, etc...

Comme le précédent ouvrage d'A. A. BERRYMAN, «Population systems : a general introduction» publié en 1981 chez le même éditeur, il s'agit essentiellement d'un ouvrage d'enseignement issu des cours que dispense l'auteur aux étudiants américains préparant leur diplôme «Master of Sciences» ou leur thèse de ph-D.

Le but est ici de présenter les notions de base du «pest management» forestier en s'appuyant sur les études d'écologie forestière et en particulier de dynamique des populations naturelles d'insectes. La conception de l'ouvrage et la présentation logique des idées permettent d'accéder aisément et progressivement à des notions relativement complexes. Le texte est rédigé en anglais, mais la simplicité du style et la clarte de l'exposé le rendent accessible à tout lecteur français de niveau d'anglais moyen.

Le livre est divisé en quatre parties :

La première partie permet au lecteur non spécialiste de se familiariser, en deux chapitres, avec l'entomologie générale et forestière. Les principaux types d'insectes ravageurs y sont présentés selon la nature des dégâts infligés à l'arbre.

La deuxième partie comprend trois chapitres apportant les notions écologiques indispensables à la compréhension des principes du «pest management». Y sont présentés successivement, en s'appuyant sur le principe de la rétroaction :

— Les relations existant entre l'insecte forestier et son environnement, au niveau de l'arbre et de la forêt, dans l'espace et dans le temps.

— Les grands traits de la dynamique des populations d'insectes forestiers.

— Les principaux groupes d'ennemis naturels des ravageurs forestiers et leur rôle possible dans la limitation des populations.

On remarquera, en outre, dans cette deuxième partie, une intéressante classification des pullulations de ravageurs forestiers, fondée à la fois sur leurs caractéristiques spatiales et temporelles, et accompagnée d'une clé de détermination.

La troisième partie, en cinq chapitres, présente les différents aspects du «pest management» forestier, de façon graduelle quant à la complexité des problèmes à résoudre :

— Surveillance et détection des pullulations et estimation de l'importance des dégâts.

— Prévision des risques de pullulation

— Contrôle des pullulations.

— Mécanismes de la prise de décision débouchant sur le «pest management intégré».

La quatrième partie consacre un chapitre à la pratique du «pest management» forestier. Trois exemples concrets y sont

présentés sous forme de problème à résoudre. Cette quatrième partie est construite sur le modèle de l'exercice. L'auteur propose en effet une solution pour le premier exemple et laisse au lecteur le soin de résoudre les deux autres, en lui indiquant les références correspondantes.

A la fin de chacune des trois premières parties, on trouve en outre une série d'exercices en liaison avec le thème traité, ce qui a pour effet, non seulement de mieux faire assimiler par le lecteur les sujets abordés, mais aussi de les lui faire approfondir par lui-même. Les solutions apportées par l'auteur à ces exercices sont présentées à la fin de l'ouvrage. Chaque chapitre est de plus accompagné de références choisies et comprend de nombreux schémas et illustrations. De nombreux exemples sont apportés tout au long de l'ouvrage, tirés de l'expérience personnelle de l'auteur, non seulement dans son pays, mais aussi à l'étranger grâce aux nombreux voyages qu'il a effectués dans diverses parties du monde, en particulier en Europe.

Les qualités pédagogiques de l'auteur sont indiscutables et il faut lui rendre hommage d'avoir su présenter des notions aussi complexes en un ouvrage dont le volume est relativement restreint. Cela s'est fait bien sûr au prix de quelques schématisations que certains pourront peut-être trouver parfois abusives, mais dans ce type d'ouvrage d'enseignement, l'exhaustivité doit souvent passer au second plan après le souci de la pédagogie.

Ce livre ne possède aucun équivalent français et l'on ne peut que souhaiter qu'il soit un jour traduit. Il devrait être un outil de travail extrêmement précieux pour l'étudiant et l'enseignant de 3ème cycle en entomologie et en écologie, mais les problèmes abordés sont si fondamentaux qu'il devrait aussi figurer en bonne place dans la bibliothèque de tous les gestionnaires et les praticiens forestiers. L'on ne peut douter non plus que le chercheur trouvera un très grand intérêt à sa lecture.

F. LIEUTIER

INRA-LIBRARY PARIS

VIE DE LA SOCIÉTÉ
SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

● Compte-rendu de la réunion du Conseil du 19 juin 1987 à 14 h., à l'E.N.S., 46, rue d'Ulm, 75005 Paris.

ORDRE DU JOUR :

1. Compte-rendu des activités de la Société.
2. Organisation de l'Assemblée Générale de janvier 1988.
3. Problèmes du renouvellement du Conseil.
4. Projets d'activités 1987-1988.
5. Questions diverses.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 19 JUIN 1987

Membres présents : R. BARBAULT, F. de BEAUFORT, P. BLANDIN, M. BOURNAUD, R. DAJOZ, B. ELKAIM, C. GRENOT, R. GUYETANT, C. JEANSON, M. LAMOTTE, M. RAPP, P. TÉSTARD

Membres excusés : G. BELLAN, R. GARBIENER, J.J. CORRE, R. DELPECH, L. EUZET, C. GIRARD, P. LEBRETON, P. LOSSAINT, J.-P. PERTHUISOT, P. PESSON, J.-A. RIOUX, J. TOUFFET

1. Le Président ouvre la séance et donne la parole au Secrétaire Général qui dresse un panorama des activités de la Société en 1987.

La réunion sur le thème «Qu'est-ce que l'écologie du paysage ?» à l'occasion de l'Assemblée Générale de janvier 1987 a été suivie par un public nombreux. Les conférences ont donné une idée diversifiée de cette discipline naissante ; les textes en seront publiés dans le Bulletin en 1988.

Le Colloque de Bordeaux (mai 1987) organisé par l'AFIE avec la collaboration de la Société, a rencontré un vif succès, avec près de 150 participants dont plus de 50 membres de la Société. Conférences et «posters» ont bien illustré le continuum de la recherche fondamentale au domaine des applications. Les actes seront publiés par les soins de l'AFIE.

Le Secrétaire Général fait ensuite le point du Bulletin d'Écologie dont le fascicule 2, consacré au Colloque de Marseille, est en cours de réalisation (parution prévue fin juillet). La matière des fascicules 3 et 4 est d'ores et déjà réunie. Pour 1988, il est prévu de consacrer un fascicule à l'écologie du paysage. Par ailleurs, nous avons la proposition de M. J.-N. LHERITIER de publier les Actes du Colloque sur les Vertébrés des Îles méditerranéennes, soit un minimum de 250 pages, pour lesquelles les organisateurs disposent d'une somme couvrant le surcoût par rapport à un fascicule moyen. Le Conseil approuve le principe de cette operation, sous réserve de l'avis du Comité de lecture du Bulletin.

Le Trésorier fait ensuite un point de la situation actuelle de la Société.

Le nombre de membres (562) est en augmentation par rapport à la dernière Assemblée Générale (461), de même que le nombre d'abonnés (535) par rapport à la même période (494). Le Trésorier rappelle qu'en 1983 le nombre de membres était de 307 et le nombre d'abonnés de 406. Le nombre d'abonnés ne couvre pas le coût du Bulletin, qui ne peut l'être sans faire appel à une ressource extraordinaire, par exemple pour un fascicule correspondant à un colloque

Les réserves de la Société placées en SICAV à court terme (Natio-Associations) ont peu rapporté et la plus-value pour 1987 peut être espérée à 6 ou 7 % au maximum, dont 4 % au mieux compenseront la dévaluation. Le premier appel aux «dons déductibles des impôts» a produit 15 dons de 100 à 1.000 F pour un total de 3.380 F. Le Conseil retient la suggestion de publier dans le Bulletin les noms des donateurs

2. Pour la prochaine Assemblée Générale, (janvier 1988), le Secrétaire Général fait état des contacts qu'il a eu avec M. JOUVENTIN, à la suite desquels on peut envisager une réunion sur le thème «Écologie et écophysiologie des milieux extrêmes». Le Conseil donne un avis favorable à cette proposition. La discussion conduit à envisager les modalités suivantes :

— la réunion durera deux jours (y compris l'Assemblée Générale proprement dite) ; les dates envisagées sont le 28 et 29 janvier 1988 ;

— un certain nombre de conférenciers (douze environ) seront invités à intervenir 45 mn. chacun (y compris le temps de discussion) ;

— en parallèle, aura lieu une présentation de «posters», qui donnera lieu à l'attribution d'un prix de la Société pour le panneau le plus intéressant et le mieux présenté ;

— quelques films seront presentés.

3. Une partie du Conseil devra être renouvelée à l'occasion de l'Assemblée Générale de 1988. Dix membres sont partants : sont non rééligibles : MM. BOUDOURESQUE, LAMOTTE, LEBRETON, LEGAY et MASSOUD ; sont rééligibles : MM. BARBAULT, DELPECH, GILOT, GRENOT et GUYETANT. Le Secrétaire Général est chargé de procéder à un appel de candidatures et d'organiser les

opérations de vote par correspondance.

4. Les activités 1987-1988 prévues sont la participation de la Société au 3ème Congrès de la Società Italiana di Ecologia, à Sienne en octobre 1987, et la réunion «milieux extrêmes» de janvier 1988 Par ailleurs, le Secrétariat Général entamera la préparation effective du Colloque d'Écologie d'expression française, que le Conseil propose de placer début juillet 1990, sachant qu'en 1989 aura lieu le 5ème Congrès Européen d'Écologie et qu'en août 1990, aura lieu au Japon le 5ème Congrès Intecol.

5. M. de BEAUFORT sollicite le patronage de la Société d'Écologie pour le Colloque «Utilisation des inventaires informatisés d'invertébrés pour l'identification et la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique» organisé les 25 et 26 novembre 1987 par le Secrétariat de la Faune et de la Flore à l'occasion de la réunion du Comité de la Cartographie des Invertébrés Européens. A l'unanimité, le Conseil répond favorablement à cette demande.

ERRATUM

Rubrique «*Vie de la Société*», tome 18, fasc. 2, p. 262, dans la colonne «recettes» du bilan financier, lire :

Abonnements et ventes	125.018,76
Cotisations	20.715,00 F
Colloque	12.110,00 F
Remboursement TVA	10.413,00 F
Vente de SICAV	50.000,00 F
Total Recettes	218.256,76 F

ANNONCES DE COLLOQUES

PHYTOSOCIOLOGIE ET PASTORALISME
Paris, 17 au 19 février 1988

L'Amicale Internationale de Phytosociologie organise à Paris du 17 au 19 février 1988 son 16ème colloque sur le thème «Phytosociologie et pastoralisme : les groupements végétaux des herbages naturels et semi-naturels : aspects fondamentaux et appliqués». Un des objectifs de ce colloque sera de favoriser les échanges entre phytosociologues et agronomes

Seront présentés et discutés :

— les problèmes fondamentaux (concepts, méthodologies, échantillonnage, analyse et traitement des données, synsystématique, synchorologie, synécologie, syndynamique, niveaux d'organisation spatiale ou/et temporelle de la végétation herbagère, symphytosociologie, relations avec la faune, ...)

— les applications (typologie, bioindicateurs, diagnostic, gestion, conservation, contrôle et suivi des interventions, expérimentation, valeur pastorale, déprise, ...).

— les problèmes spécifiques de formation, valorisation et diffusion des connaissances et méthodes.

Pour tous renseignements s'adresser à R. DELPECH, 1 rue Henriette F 92140 CLAMART ou au siège de l'Amicale : M. le Professeur J M. GEHU, Station de Phytosociologie, HAENDRIES, F 59270 BAILLEUL.

*
* *

THE GROUP FOR AQUATIC PRIMARY PRODUCTIVITY (GAP)
4th International Workshop
L'Houmeau, 16 au 22 avril 1988

Renseignements : Secrétariat GAP, CREMA - L'HOUMEAU Case 5, 17137 NIEUL-SUR-MER, France

*
* *

XVIII INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY
VANCOUVER, CANADA, July 3-9, 1988

Scientific program. The Scientific Program will include plenary lectures and symposia, section symposia, workshops and special-interest group meetings, as well as contributed paper and poster sessions. Except for the plenary events, the program will probably be divided into the following sections :

- Systematics, Zoogeography and Palaeontology
- Morphology and Development
- Cell Biology, Physiology and Biochemistry
- Genetics and Speciation
- Ecology
- Behaviour
- Social Insects and Apiculture
- Insect Pathology and Biological Control
- Medical and Veterinary Entomology
- Agricultural Entomology and Pest Management
- Forest Entomology and Pest Management
- Stored Products and Structural Insects
- Toxicology, Pure and Applied
- Pesticide Development, Management and Regulation.

First Announcement. This First Announcement is distributed to institutions, societies, scientific journals and participants of the XVII Congress. Persons wishing to receive the Second Announcement Brochure should so indicate by writing to the following before March 1, 1987.

Dr. G.G.E. Scudder, Secretary-General
XVIII International Congress of Entomology
Department of Zoology
The University of British Columbia
VANCOUVER, B.C. V6T 2A9 CANADA

*
* *

SOCIÉTÉ DES ACAROLOGUES DE LANGUE FRANÇAISE

RÉUNION POUR LE 20ème ANNIVERSAIRE DE LA SALF :
L'ontogenèse et le concept de stase chez les Arthropodes

Un symposium sur L'ONTOGENESE ET LE CONCEPT DE STASE CHEZ LES ARTHROPODES organisé sous les auspices de la Société des Acarologues de Langue Française, se tiendra du 26 au 28 mai 1988 au laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer

Cette réunion vise à mettre en valeur le concept de stase proposé dès 1938 par l'acarologue français F. GRANDJEAN. Des propositions de communications et de «posters» traitant de l'ontogenèse des arthropodes sous tous ses aspects (phylogenèse, écologie, génétique, stratégie de développement. ..) sont les bienvenues Une sélection sera opérée par le comité scientifique du symposium. Les contributions seront soumises à un comité de lecture avant publication dans les comptes-rendus

	Avant/ le 1 mars	Après
Frais d'inscriptions (Comptes rendus inclus) :	400 FF	600 FF
Inscription pour étudiants (sans comptes rendus) :	150 FF	300 FF

Langues officielles : français et anglais

Informations complémentaires et bulletins d'inscription disponibles en écrivant au Dr. F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, F-66650 — BANYULS-SUR-MER (France)

*

* *

3ème CONFÉRENCE INTERNATIONALE SUR LES ZONES HUMIDES

CONSERVATION ET DÉVELOPPEMENT :
gestion intégrée des zones humides

Rennes, 19 au 23 septembre 1988

Renseignements :

Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés
36, rue Geoffroy St. Hilaire
75231 PARIS cedex 05

*

* *

ASSOCIATION NATIONALE POUR LA PROTECTION DES PLANTES

L'A.N.P.P.-COLUMA organise, sous le patronage de l'E.W.R.S., les 14, 15 et 16 septembre 1988, à DIJON (FRANCE), le VIIIème Colloque International sur l'Écologie, la Biologie et la Systématique des Mauvaises Herbes.

Les thèmes suivants seront traités :

1. Potentiel semencier des sols agricoles et influence des facteurs de l'environnement sur la germination

2. Biologie des mauvaises herbes vivaces.

3. Caractéristiques biologiques et écologiques des populations de mauvaises herbes et étude de leur dynamique en fonction des facteurs culturaux.

4. Typologie et écologie des groupements de mauvaises herbes et leur évolution sous l'influence de techniques culturales.

5. Analyse de la concurrence par compétition ou allélopathie.

6. Lutte biologique et autres techniques particulières de désherbage.

Les langues officielles du Colloque sont le Français et l'Anglais avec traduction simultanée

Pour toute information s'adresser au Secrétariat de l'A N P P., 149, rue de Bercy, 75595 PARIS Cedex 12

*

* *

C.I.E.S.M.

COMMISSION INTERNATIONALE POUR L'EXPLORATION SCIENTIFIQUE DE LA MER MÉDITERRANÉE

Le XXXIe Congrès-Assemblée Plénière de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée se déroulera, à l'aimable invitation du Gouvernement Hellénique, du 17 au 22 octobre 1988, à Athènes

La première circulaire relative à cette manifestation et donnant les thèmes des diverses réunions, sera diffusée au début du mois d'octobre 1987

Pour tout renseignement, s'adresser à :

Secrétariat Général de la C.I E.S.M.
16, boulevard de Suisse
MC — 98030 MONACO Cedex

INFORMATIONS DIVERSES

SERVICE NATIONAL DANS LES TERRES AUSTRALES

L'Équipe de recherche sur l'Écologie des Oiseaux et Mammifères Antarctiques recrute chaque année plusieurs personnes désireuses d'effectuer leur service national au titre de Volontaire à l'Aide Technique sur une des 4 bases des Terres Australes et Antarctiques Françaises (Terre Adelie - Crozet - Kerguelen - Amsterdam). La durée du séjour est de 14 à 16 mois sans possibilité de retour en métropole. Le travail consiste à effectuer des baguages et contrôles dans des colonies d'études d'oiseaux de mer et de pinnipèdes.

Recrutement au début de chaque année pour départ en décembre après un stage de preparation de 3 mois dans le laboratoire CNRS.

Niveau des candidats :

— soit niveau maîtrise ou DEA en Zoologie - Ecologie avec connaissances de base en Ornithologie ou Mammalogie

— soit sans titre universitaire particulier mais avec très bonne expérience du terrain en Ornithologie (baguage, ...) ou Mammalogie.

ENVOYER UN C.V. 1 à 2 ans avant la date de depart souhaitée à :

CEBAS-CNRS
Equipe TAAF
79360 BEAUVOIR-SUR-NIORT

*

* *

ECOLOGY INSTITUTE

Nordbunte 23 and 30, D-2124 OLDENDORF/LUHE
Federal Republic of Germany
Director : O. KINNE

International and non-profit-making, the Ecology Institute (ECI) has a staff of 36 ecologists — marine, terrestrial and limnetic — all of

high international reputation. Neither the director no any member of the scientific staff receives remuneration

Every year an ECI Jury selects — in an annually rotating pattern — prize winners among marine, terrestrial of limnetic ecologists.*

AIMS of ECI

Recognizing

— the insufficient cooperation and interchange among marine, terrestrial and limnetic ecologists

— the overwhelming flood of analytical research papers and the general lack of support for efforts towards critical syntheses.

— the need to provide keys for opening the doors to scientific ecological information so that it becomes accessible also to non-experts and society at large

One of ECI's activities is to honor ecologists distinguished by outstanding scientific achievements who are able and willing to provide a critical synthesis and evaluation of their field of expertise, addressing and audience beyond narrow professional borderlines. In this way, ECI strives to (1) urther the exchange of information between marine, terrestrial and limnetic ecology ; (2) compensate for the lack of balance between analyzing and synthesizing research efforts and thus help to provide more feedback and critical overview for ecological science ; (3) draw the attention of scientists, administrators, politicians and the general public to important issues resulting from ecological research ; (4) assit in finding a long-term compromise between the increasingly destructive potential of modern industrial societies and the need for defining and applying measures to protect nature, commensurate with achieving and sustaining the highest possible living standard for man

Taking into account these aims, as well as his or her own field of interest, the winner of the ECOLOGY INSTITUTE PRIZE is requested to author a 200 to 300 printed-page book, to be published by ECI in the series «Excellence in Ecology» and to be made available world-wide at cost price.

While there are several international prizes offered now in ecology, the ECOLOGY INSTITUTE PRIZE is considered unique for 2 reasons : (1) it was established and is financed by research ecologists ; (2) the prize fives and takes ; it both honors the recipient and requires him/her to serve science which has a greater need now than ever for critical syntheses of the state of the art. The ECOLOGY INSTITUTE PRIZE is endowed with a stipend of US $ 5000.

In addition to the ECOLOGY INSTITUTE PRIZE, ECI may set out a second prize honoring a young ecologist who has conducted and published uniquely independent, original and/or challenging research efforts representing an important scientific breakthrough : the IRPE PRIZE (International Recognition of Professional Excellence).

SELECTION PROCEDURE

Nominations are welcome from all research ecologists

* En 1987, le prix devait être attribué à un chercheur en écologie terrestre, par le jury suivant : Chairman, Sir Richard Southwood (Department of Zoology, Oxford University, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, United Kingdom), T.N. Ananthakrishnan, Madras, India ; J L. Harper, Bangor, United Kingdom ; E Kuno, Kyoto, Japan ; A. Macfayden, Coleraine, United Kingdom ; H. Remmert, Marburg, Federal Republic of Germany ; S. Ulfstrand, Uppsala, Sweden

Directeur de la Publication P. BLANDIN
Fabrication : COMPO-SCIENCE - 34270 Les Matelles
Commission Paritaire 50062

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 18, 1987
CONTENTS OF VOLUME 18, 1987

Par suite d'une erreur, le fascicule 3 du ***Bulletin d'Écologie*** *a repris la pagination du fascicule 2. Cette erreur de numérotation a été rattrapée dans le fascicule 4 et, dans cette table des matières, les numéros des fascicules (2) ou (3) ont été indiqués à la suite des numéros des pages.*

C. ALAUZET. — Dynamique des populations d'un ravageur des pins . *Pissodes notatus* F. (Col. Curculionidae). I. Mortalité préimaginale en l'absence de parasites
*Populations dynamics of a forest pest : **Pissodes notatus** F. (Coleoptera . Curculionidae). I Non parasitic mortality of principal stages* 53

J. ARBEILLE — Les cycles saisonniers des principales espèces de blattes (Dictyoptères, Blattaria) récoltées à Lamto (Côte d'Ivoire).
Seasonal cycles of cockroaches (Dictyoptera, Blattaria) in the area of Lamto (Ivory Coast) 137 (3)

R. ARFI. — Hydrologie et charge nutritive à l'embouchure du Rhône (saison froide)
Hydrology and nutrient load in the Rhône mouth (cold season) 123 (2)

P ATACHI — Influence des facteurs climatiques sur les populations de Lépidoptères foreurs du maïs et du sorgho et sur certains Diptères dans diverses régions du Bénin.
Influence of climatic factors on borers Lepidoptera and Diptera on maize and sorghum in Benin (West Africa) 475

M BARBERO, F. MIGLIORETTI. — Étude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements de taillis de chêne vert et de chêne pubescent en situation pure et mixte
Comparative analysis among density and architecture of holly and durmast oaks mixed or unmixed 107 (3)

J. BAUDET, Y GRUET, Y. MAILLARD. — Évolution historique des gestions hydrauliques dans le marais «breton vendéen» ; conséquences hydrologiques.
Historical changes of hydraulic management in the «Breton vendéen» marsh : hydrological and ecological assessment 439

J. BELANDRIA, J. ASTA. — Les lichens bioaccumulateurs régression de la pollution fluorée dans la vallée de la Romanche (Isère, France).
Lichens as bioaccumulators . decrease of fluoride pollution in Vallée de la Romanche (Isère, France) 117 (3)

G. BELLAN. — Synthèse générale du Colloque.
General synthesis on the colloquium 253 (2)

L. BIGOT, P. GROSSONI, R. GELLINI. — Rapport sur le thème III.
Report on the third session 221 (2)

L BIGOT, M KABAKIBI. — Évolution spatio-temporelle de la composition et de la structure du peuplement frondicole sur chêne liège dans le massif des Maures (Var).
Spatio-temporal evolution of the composition and the structure of canopy population living on cork-oak in the Maures Mountains (Var) 157 (3)

L BIGOT, J. PICARD, M.L. ROMAN. — Conséquences pour les milieux naturels des interventions humaines sur le littoral sableux du delta du Rhône.
Consequences of human interventions on natural sand areas of the sea-shore in the Rhône delta 209 (2)

M. BONNEAU, E. DAMBRINE, C. NYS, J. RANGER. — L'acidification des sols.
Soil acidification 127 (3)

G.C. CARRADA, V.U. CECCHERELLI, I. FERRARI. — Les lagunes italiennes.
Italians lagoons 149 (2)

G.C. CARRADA, I. FERRARI, O. GUELORGET, F LUMARE, J P. PERTHUISOT. — Rapport sur le thème II.
Report on the second session 185 (2)

P. CONSTANT, P. BONNET, M C EBERT, J. HEDIN. — Importance des zones humides de la dépression briéronne pour l'avifaune aquatique. I. Reproduction et estivage.
Relations between marsh birds and the wet swamps of the basin of Briere (France, Loire Atlantique) 169 (3)

M. DANAIS. — Comparaison structurale de quatre phytocénoses de zone humide.
Structural comparison of four wetland plant communities 39

J.J. CORRE. — Les peuplements végétaux et la gestion des côtes basses du Golfe du Lion.
Plant communities and management along the Gulf of Lions sea-shore 210 (2)

G. DE BELAIR, M. BENCHEIKH-LEHOCINE. — Composition et déterminisme de la végétation d'une plaine côtière marécageuse : la Mafragh (Annaba, Algérie).
A deterministic approach of vegetation composition in a marshy coastal plain, La Mafragh (Annaba, Algerie) 393

M. DESIERE. — Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. II. Les «brigades» de Coléoptères adultes coprophiles.
Ecology of coprophilous Coleoptera in pasture. II. The «Brigades» of adult coprophilous beetles 13

M. EL-HABR, H.L. GOLTERMAN. — Le phosphate du Rhône et son déchargement dans le Golfe du Lion.
The phosphate in the Rhône River and its input in the Gulf of Lions 131 (2)

L. EMPERAIRE. — Détermination de l'aire minimale dans la Caatinga du sud-est du Piaui (Brésil).
Determination of the minimal area in the Caatinga, southeast of Piaui (Brazil) 431

A. FOURNIER. — Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudaniennes de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest-africaines.
Seasonal variation in herbaceous plant phytomass and productivity of the Sudanese savannas at Nazinga (Burkina Faso). Comparison with other savannas of West Africa 409

A J. FRANCEZ. — Successions écologiques dans les tourbières le peuplement de Rotifères du lac tourbière de Chambedaze (Puy-de-Dôme, France)
Ecological successions in the peat-bog ecosystem . The Rotifer communities of the Chambedaze peat-bog lake (Puy-de-Dôme, France). 31

G.F. FRISONI. — L'influence du bassin versant sur le fonctionnement des lagunes méditerranéennes. Concepts d'eutrophisation et de confinement. Exemple d'application : l'étang de Santa Giulia (Corse).
Water catchment area influence on mediterranean lagoons. Eutrophication and confinement concepts. Application on Santa Giulia lagoon (Corsica) 169 (2)

J.M. GEHU, E. BIONDI, M. COSTA, J. GEHU-FRANCK. — Les systèmes végétaux des contacts sédimentaires terre/mer (dunes et vases salées) de l'Europe méditerranéenne.
The systems of vegetation of the sedimentary contacts Land/Sea (sand-dunes and salt marshes) of Mediterranean Europe ..... 189 (2(

R. GELLINI, F PANTANI, P. GROSSONI, F. BUSSOTTI — L'influence de la pollution marine sur la végétation côtière italienne.
Effects of sea pollution on coastal vegetation of Italy 213 (2)

P. GENSAC. — La conservation du patrimoine biologique et l'aménagement touristique de la haute montagne application au versant tarentaise de la Vanoise.
Conservation of biological heritage and turistical management in high mountains . an example in the northern part of the Vanoise mountain range (Alps, France) 457

J N LABAT. — Structures et dégradations de la forêt mésophyile de pins de la Sierra Tarasque, Michoacan, Mexique.
Structures and degradations of the mesophilous pine forest of the Tarascan Sierra, Michoacan, Mexico 97 (3)

G. LEMEE. — Dynamique de fermeture par régénération et évolution morphométrique du hêtre dans les vides d'une forêt non exploitée (Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau).
Closing dynamics by beech regeneration in gaps of natural forest (biological reserves of Fontainebleau forest) 1

M. LEVEAU, B. COSTE. — Impacts des apports rhodaniens sur le milieu pélagique du Golfe du Lion.
The effects of the Rhône River inputs on the pelagic ecosystem in the Gulf of Lions 119 (2)

M. LEVEAU, M. SPECCHI. — Rapport sur le thème I.
Report on the first session 145 (2)

M LOQUET, M. VINCESLAS — L'activité cellulasique dans le tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* Bouché. Applications à la biodégradation des déchets organiques.
*Cellulasic activity in the gut of **Eisenia fetida andrei** Bouché. Applying to the biodegradation of organic wastes* 189 (3)

F. LUMARE. — Il ripopolamento a Peneidi degli ambienti salmastri : un contributo alla loro gestione produttiva in Italia.
Realising Peneaid shrimps in lagoons : a contribution to their production management in Italia 177 (2)

A. MONACO. — Transferts littoraux en Méditerranée.
Littoral transfers in the Mediterranean Sea 225 (2)

A. MONACO, G. OREL. — Rapport sur le thème IV.
A synopsis of the fourth theme. Littoral Mediterranean transfers 243 (2)

G. OREL, R. MAROCCO, E. VIO, D. DEL PIERO, G. DELLA SETA. — Sedimenti e biocenosi bentoniche tra la foce del Po ed il golfo di Trieste.
Sediments and benthic biocenoses between Po River delta and the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) 229 (2)

J.M. PERES. — Aspects fondamentaux de l'écologie littorale méditerranéenne de l'embouchure du Rhône jusqu'au méridien 5°30' Est.
Fundamental aspects of Mediterranean littoral ecology between the Rhône River mouth and the 5°30' East Meridian 105 (2)

J.P. PERTHUISOT, O. GUELORGET. — Les milieux paraliques : diversité et unité.
The paralic ecosystems : their diversity and unity 159 (2)

P. PESSON, O. RAVERA. — Allocution d'ouverture.
Opening allocution 99 (2)

O. RAVERA. — Aspects appliqués et internationaux de l'écologie littorale méditerranéenne.
International and applied aspects of Mediterranean littoral ecology 115 (2)

H. SANDOZ. — Bioclimatologie du mélèze d'Europe (*Larix europea* DC = *Larix decidua* Mill.) : bilan des connaissances et perspectives d'étude dans les Alpes françaises du Sud en particulier.
*Bioclimatology of the European larch (**Larix europaea** DC = **Larix decidua** Mill.) : State of knowledge and prospects of study especially in the southern French Alps* 23

J. SEVRIN-REYSSAC. — Influence de l'upwelling nord mauritanien sur les fluctuations quantitatives du plancton à l'entrée de la baie du Lévrier.
Influences of the North Mauritanian upwelling on the quantitative variations of plankton in the entrance of the «baie du Lévrier» 183 (3)

P. SILAN, L. EUZET, C. MAILLARD, P. CABRAL. — Le biotope des ectoparasites branchiaux de poissons : facteurs de variations dans le modèle Bar-Monogènes.
The biotope of branchial ectoparasites of fishes : factors of variations in the pattern Sea Bass-Monogeneans 383

M. SPECCHI, M. FONDA UMANI. — Influenza del Po sul sistema pelagico dell'Adriatico.
The influence of the Pô River on the pelagic system of the Adriatic Sea 135 (2)

Tribune 59, 203 (3), 495

Résumés de thèses 63, 207 (3), 497

Analyses d'ouvrages 79, 255 (2), 215 (3), 505

Vie de la Société 89, 259 (2), 511

La Société d'Ecologie remercie les personnes suivantes qui ont accepté de lire et de critiquer les articles publiés dans le tome 18 (1987) du **BULLETIN D'ÉCOLOGIE** :

Mme GIANNAZZI ; Mrs. BELLAN, BLANDIN, BOUET, BOURNAUD, CORRE, DAGET, DAJOZ, DELPECH, DEVAUX, DREUX, ELKAIM, GROLLEAU, GUITTET, HEURTEAUX, JACQUIOT, LAMOTTE, LAVELLE, LE TACON, LEVIEUX, LOSSAINT, MENAUT, MEYER, OZENDA, PASCAL, PERTHUISOT, PESSON, POURRIOT, SASTRE, SAUGIER, TESTARD, TOUFFET.

Le Directeur de la Publication : P. BLANDIN

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. LHÉRITIER - **COMPO-SCIENCE**, 34270 Les Matelles
Impression **TECHNIC-OFFSET** — *Imprimé en France.*
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Le **Bulletin d'Ecologie** ne publie que les travaux des membres de la Société d'Ecologie ; seuls les manuscrits des auteurs en règle avec le trésorier seront examinés. Tous les articles seront soumis à un comité de lecture.

Les manuscrits, soignés dans le fond et dans la forme, seront fournis en **trois exemplaires** sous leur forme définitive ; ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 × 29,7 avec double interligne et marge de 5 centimètres. Ils devront être préparés en tenant compte de la présentation générale du **Bulletin d'Ecologie**. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

Le titre;

Le nom de l'auteur (ou des auteurs) avec le prénom en entier ;

L'adresse complète ;

Le résumé en français et le summary en anglais, d'une dizaine de ligne chacun au maximum. Les résumés devront indiquer s'il s'agit d'une mise au point ou d'un travail original, et dans ce dernier cas contenir les principaux résultats nouveaux qui seront apportés ;

La traduction en anglais du titre de l'article ;

Les mots-clés : liste succinte de mots significatifs ;

Une proposition de «titre courant» ne dépassant pas une quarantaine de signes ;

Le texte proprement dit avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et la mention dans la marge, au crayon, des passages qui peuvent être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée à l'exception des noms latins des organismes qui seront soulignés d'un trait et de ceux des auteurs qui seront soulignés de deux traits.

Les tableaux devront être présentés dactylographiés d'une façon correcte afin de pouvoir être clichés directement par l'imprimeur. Ils seront numérotés de 1 à n (en chiffres romains) et munis chacun d'une légende. Les légendes des tableaux seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, numérotée de 1 à n devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin d'Ecologie**. Les dessins originaux seront fournis (et non des photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 × 30 cm et être envoyées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée sera indiquée au crayon. Les photographies seront numérotées et légendées avec les figures. Les légendes de toutes les figures seront dactylographiées à la suite sur des feuilles séparées.

La bibliographie sera présentée conformément au modèle que l'on peut trouver dans le **Bulletin d'Ecologie**. Les titres des revues et les titres des livres ou des thèses seront soulignés d'un trait.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la demande de tirés-à-part. **Aucune correction d'auteur ne sera acceptée**. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées. Toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Si les épreuves ne sont pas retournées dans les délais impartis elles seront corrigées par les soins de la rédaction, ou bien la parution de l'article sera retardée.

Les résumés de thèses devront être dactylographiés selon une présentation que les auteurs peuvent connaître en consultant le **Bulletin d'Ecologie**.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes indiquées ci-dessus seront retournés à leurs auteurs.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR 1988

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	60 F	220 F	280 F
AUTRES PAYS	60 F	290 F	350 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	30 F	105 F	135 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 4 %	T.T.C.
FRANCE	442,30 F	17,70 F	460 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	403,85 F	16,15 F	420 F
ÉTRANGER	466,35 F	13,65 F	480 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	418,27 F	16,73 F	435 F

IMPORTANT : *Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.***

4 FEV. 1988